



**Dynamique des peuplements forestiers tropicaux
hétérogènes : variabilité inter et intraspécifique de la
croissance des arbres et trajectoires de développement
en forêt dense humide sempervirente, dans les Ghâts
occidentaux de l'Inde**

Cécile Madelaine-Antin

► **To cite this version:**

Cécile Madelaine-Antin. Dynamique des peuplements forestiers tropicaux hétérogènes : variabilité inter et intraspécifique de la croissance des arbres et trajectoires de développement en forêt dense humide sempervirente, dans les Ghâts occidentaux de l'Inde. domain_other. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 2009. Français. NNT : . tel-00454610

HAL Id: tel-00454610

<https://theses.hal.science/tel-00454610>

Submitted on 9 Feb 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE MONTPELLIER 2 – MONTPELLIER SUPAGRO

ECOLE DOCTORALE SIBAGHE

**(Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosciences,
Environnement)**

Doctorat d'Ecologie Forestière tropicale

Cécile MADELAINE-ANTIN

**Dynamique des peuplements forestiers tropicaux hétérogènes :
variabilité inter et intraspécifique de la croissance des arbres et
trajectoires de développement en forêt dense humide
sempervirente, dans les Ghâts occidentaux de l'Inde.**

Soutenue le 16 décembre 2009

Jury :

M. DHÔTE Jean-François , Directeur de recherche INRA, ONF Fontainebleau	Président du Jury et Rapporteur
M. COURBAUD Benoit , ICGREF CEMAGREF, Grenoble	Rapporteur
M. BEECKMAN Hans , Professeur au Royal Museum for Central Africa, Bruxelles	Examineur
M. LAURI Pierre-Éric , Ingénieur de recherche INRA, Montpellier	Examineur
M. COUTERON Pierre , Directeur de recherche IRD, Montpellier	Directeur de thèse
M. PELISSIER Raphaël , Chargé de recherche IRD, Institut Français de Pondichéry	Co-directeur de thèse
M. VINCENT Grégoire , Chargé de recherche IRD, Guyane	Invité

Institut Français de Pondichéry

UMR de botAnique et bio-inforMatique de l'Architecture des Plantes – Montpellier

Dynamique des peuplements forestiers tropicaux hétérogènes : variabilité inter et intraspécifique de la croissance des arbres et trajectoires de développement en forêt dense humide sempervirente.

Tropical forests dynamics: intraspecific and interspecific variability of the growth of trees and growth trajectories in wet evergreen forest.

Laboratoires d'accueil :

Institut Français de Pondichéry
11, Saint Louis Street
Pondichéry 605 001
INDE

UMR botAnique et bio-inforMatique de l'Architecture des Plantes
Boulevard de la Lironde
TA A51/PS2
34 398 Montpellier cedex 5

Remerciements

Ces trois années de thèse auront été riches en découvertes. Découverte de l'Inde, pays aux multiples facettes, étourdissant de vitalité et qui conserve encore bien des mystères après seulement deux années passées à Pondichéry. Découverte des forêts majestueuses des Ghâts occidentaux, peuplées d'éléphants, de tigres et de cobras royaux qui ont eu l'élégance de demeurer cachés malgré les indices manifestes de leur présence. Découverte enfin de personnalités qui ont marqué cette aventure et que je tiens à remercier ici.

Je remercie tout d'abord Pierre Couteron et Raphaël Pélissier, qui ont assuré la direction de cette thèse à Pondichéry et à Montpellier. Merci à Pierre pour ses encouragements dans les derniers mois et ses conseils qui m'ont permis de mener à bout ce qui me paraissait insurmontable.

Je remercie également Benoît Courbaud et Jean-François Dhôte qui ont accepté le rôle de rapporteurs, ainsi que les autres membres du jury, Hans Beeckman et Pierre-Eric Lauri examinateurs du travail présenté ici.

Les membres du département d'écologie de l'IFP m'ont apporté une aide précieuse tout au long de la thèse. Je remercie particulièrement Ramalingam et Ravi, qui m'ont accompagnée lors de toutes les missions, m'ont patiemment aidée à mesurer sous toutes les coutures près de 700 arbres qui n'avaient pas forcément été choisis selon des critères d'accessibilité et m'ont fait partager leur expérience de la forêt d'Uppangala.

Une partie des données collectées en 2007 l'a été avec l'aide de Nila Souprayen-Cavery lors de son stage de Master 2. Je la remercie pour les bons moments partagés en forêt et à Subrahmanya.

Gopal et Adi ont largement contribué à la bonne humeur régnant sur les (longs) voyages pour rallier la station d'Uppangala depuis Pondichéry.

Enfin, Anthappa Gowda, Obaya et Raggava ont assuré, grâce à leur connaissance de la forêt, la survie de cette joyeuse équipée au cours des nombreuses missions réalisées entre 2006 et 2008. Je garde un agréable souvenir de l'accueil chaleureux qui nous était toujours réservé à Uppangala.

Je remercie également Ayyappan, Jayapalan et Kanagu pour leur aide à l'institut.

Les nombreux échanges avec Grégoire Vincent, génial inventeur de la machine à plastifier les arbres (j'ai nommé le modèle SExI-FS), ont largement contribué à l'avancée de ce travail. Je lui suis extrêmement reconnaissante pour sa disponibilité et son implication à toutes les étapes de ma thèse.

Je remercie également Marilyne Laurans, Samuel Dufour-Kowalski, Degi Harja, Lucile Soler, Jean Dautzat, François de Coligny, Meriem Fournier et Yves Caraglio pour leurs contributions sur divers aspects de cette thèse.

Yannick Brohard, Marie-Laure De Guillen, Sylvie Assens, Philippe Borianne et Frédéric Théveny m'ont apporté leur appui technique et administratif à l'UMR Amap. Je les remercie pour leur disponibilité, leur efficacité et leur gentillesse.

Muriel Durand, qui a bien connu l'IFP et le dispositif d'Uppangala puisqu'elle y a également effectué sa thèse, a accepté d'entreprendre des fouilles archéologiques afin de remettre la main sur ses précieux cahiers de notes et disquettes de données. Nos brèves rencontres ont été très enrichissantes, et ce au-delà du cadre de cette thèse.

Les deux années passées à Pondichéry ont été égayées par la présence de Champak, Olivier et Émeline, Tsunam, Vincent et Alice, Goupi, Éliane...

Isabelle nous a ouvert grand la porte de chez elle... et nous nous y sommes vite sentis comme chez nous ! Je la remercie pour sa générosité, son écoute et son énergie communicative.

Frédéric et Nathalie nous ont accueillis très chaleureusement et je leur en suis très reconnaissante.

Nous avons passé des moments inoubliables avec Claude et Anita ; je garderai par exemple longtemps le souvenir d'un fameux canard à l'orange de Noël ! Plus sérieusement, leur maisonnée fut un véritable havre de paix où se ressourcer et leur amitié une grande source de réconfort.

Merci également à celles et ceux qui ont éclairé mes séjours en France de leur bonne humeur et m'ont apporté leur soutien dans les moments de doute. Je pense en particulier à Jérôme, François, Delphine, Magali et Greg, Lysou, Marie-Émilie, Mickaël, Jeff, Christophe, Nicolas...

Un merci spécial à ma ptite Lelou pour ses encouragements décisifs dans la dernière ligne droite.

Je dois beaucoup à Camilo et Carolina, avec qui j'ai partagé plus particulièrement ces derniers mois, et dont l'écoute, la compréhension et les conseils furent d'un grand réconfort ; sans oublier les indispensables bols d'air que nous avons pu prendre ensemble !

Ma famille a largement contribué à l'aboutissement de ce travail par ses encouragements. Je remercie mes parents de m'avoir toujours soutenue dans mes choix et mes trois sœurs adorées pour leurs nombreuses marques d'affection lors des longs séjours loin d'ici.

Merci ne suffit pas pour exprimer tout ce que je dois à Grégoire qui a endossé le rôle ingrat « d'homme d'expat » pendant deux longues années, a dénoué mille fois mes angoisses et états d'âmes, m'a encouragée à persévérer dans la voie que j'avais choisie et surtout me démontre chaque jour que l'essentiel est ailleurs.

Cette thèse a été financée par l'Institut Français de Pondichéry et le Ministère des Affaires Étrangères. Elle a été réalisée en collaboration avec l'UMR Amap à Montpellier. J'ai pu bénéficier d'une bourse Dufrenoy de l'Académie d'Agriculture de France qui m'a permis de financer en partie les missions en forêt ainsi que d'une dotation d'appui aux doctorants du CIRAD.

Résumé

Une analyse de la dynamique forestière et de la croissance des arbres d'une forêt sempervirente des Ghâts occidentaux de l'Inde (dispositif d'étude permanent d'Uppangala) est réalisée, à partir des données de suivis annuels de croissance radiale effectués entre 1990 et 2008 sur plus de 3500 arbres, et de mesures dendrométriques complémentaires (hauteur totale et dimensions de couronne) réalisées ponctuellement.

Associée à l'analyse des paramètres démographiques (mortalité et recrutement), l'analyse de la croissance, abordée sous différents aspects (ajustement des croissances radiales moyenne et potentielle, analyse de séries longitudinales de croissance radiale, ajustement d'allométries), permet de caractériser les stratégies de croissance des espèces en fonction de la strate occupée par l'arbre adulte (sous-bois, sous-canopée, canopée, strate émergente).

Les cinq espèces principales étudiées présentent des différences significatives aussi bien en termes de démographie que de croissance radiale moyenne et potentielle ; d'allocation préférentielle de la biomasse entre les différentes parties de l'arbre ; de « plasticité » morphologique et de rythmes supra-annuels (et saisonniers) de croissance radiale.

D'autre part, les analyses mettent en évidence une forte variabilité intra-spécifique de la croissance radiale, de l'allocation préférentielle de la biomasse entre les différentes parties de l'arbre et des rythmes de croissance.

Les résultats obtenus ouvrent des perspectives en modélisation de la dynamique des communautés forestières, pour l'exploration par simulations du rôle des stratégies de croissance dans la coexistence des espèces en peuplement forestier hétérogène.

Mots clés : forêt tropicale humide ; Ghâts occidentaux de l'Inde ; dynamique forestière ; croissance ; relation allométrique ; stratégie de croissance

Abstract

Through the analysis of data provided from the annual monitoring of the radial growth of more than 3500 trees between 1990 and 2008 and from additional measurements of trees dimensions (total height and crown dimensions), we investigate the forest dynamics and the growth of trees in a wet evergreen forest of the Western Ghats of India (Uppangala Permanent Sample Plot).

The estimation of demographic parameters (mortality and recruitment rates) combined with the analysis of growth addressed with various approaches (fitting of mean and potential radial growth, analysis of radial growth time-series, and fitting of allometric relationships), permit to describe the growth strategies of the main species according to their position at the adult stage in the canopy (understorey, low-canopy, canopy, or emergent species).

The five dominant species show significant differences concerning demographic parameters, mean and potential radial growth, differential allocation of biomass among tree parts, morphological plasticity and both supra-annual and seasonal rhythms of radial growth.

Besides, the analyses show a high intraspecific variability in radial growth, differential allocation of biomass between the different parts of a tree, and rhythms of radial growth.

The results open new prospects for modelling the dynamics of forest tree communities, especially for a simulation-based exploration of how growth strategies contribute to species coexistence.

Key-words: wet tropical forest; Western Ghats of India; forest dynamics; growth; allometry; growth strategy

Sommaire

1. INTRODUCTION	15
2. DEMOGRAPHIE ET CROISSANCE DU PEUPLEMENT FORESTIER A UPPANGALA.....	19
2.1. INTRODUCTION	19
2.2. METHODE	21
2.2.1. <i>Présentation dispositif.....</i>	<i>21</i>
2.2.1.1. Situation géographique, climat, pédologie.....	21
2.2.1.2. Caractéristiques du peuplement forestier.....	24
2.2.1.3. Échantillonnage, plan du dispositif.....	26
2.2.2. <i>Données de suivis de la démographie et de la croissance des arbres.....</i>	<i>28</i>
2.2.2.1. Protocole de suivi de la croissance des arbres	29
2.2.2.2. Protocole de suivi de la mortalité et du recrutement.....	30
2.2.3. <i>Calculs et analyses.....</i>	<i>30</i>
2.2.3.1. Variables de peuplement ; comparaison entre pente forte et pente faible.....	30
2.2.3.2. Comparaison du peuplement et des sous-populations des principales espèces sur pente forte et sur pente faible	31
2.2.3.3. Analyse des suivis de croissance, relation avec le climat	32
2.2.3.4. Calcul des taux de mortalité et de recrutement.....	34
2.2.3.5. Évolution de la surface terrière.....	35
2.3. RESULTATS.....	36
2.3.1. <i>Variables de peuplement ; comparaison entre pente forte et pente faible</i>	<i>36</i>
2.3.2. <i>Comparaison du peuplement et des sous-populations des principales espèces sur pente forte et sur pente faible</i>	<i>37</i>
2.3.3. <i>Croissance.....</i>	<i>39</i>
2.3.3.1. Variations interannuelles de la croissance moyenne du peuplement, relation avec la pluviométrie	39
2.3.3.2. Variations saisonnières de la croissance des espèces principales entre 1990 et 1995.....	42
2.3.4. <i>Mortalité et recrutement.....</i>	<i>43</i>
2.3.4.1. Estimations sur l'ensemble des arbres du dispositif permanent.....	43
2.3.4.2. Estimations par espèces.....	45
2.3.5. <i>Évolution de la surface terrière.....</i>	<i>47</i>
2.4. DISCUSSION	48
2.4.1. <i>Structure du peuplement, effet de la pente du terrain</i>	<i>48</i>
2.4.2. <i>Évolution de la croissance radiale au cours de la période de suivi.....</i>	<i>48</i>
2.4.3. <i>Caractères démographiques</i>	<i>49</i>
2.4.4. <i>Bilan démographique.....</i>	<i>50</i>
3. TYPOLOGIE DES SERIES DE CROISSANCE DE 1990 A 2008	51
3.1. INTRODUCTION	51
3.1.1. <i>Les rythmes de croissance des arbres</i>	<i>51</i>
3.1.2. <i>Les composantes de la croissance.....</i>	<i>55</i>
3.1.3. <i>Caractérisation des séries de croissance</i>	<i>55</i>

3.1.4.	<i>Typologie des courbes de croissance</i>	59
3.2.	METHODE	60
3.2.1.	<i>Données</i>	60
3.2.2.	<i>Calcul de l'accroissement annuel et correction des données</i>	60
3.2.3.	<i>Analyse de la tendance des séries de croissance</i>	64
3.2.4.	<i>Caractérisation de la structure temporelle des séries de croissance</i>	64
3.2.4.1.	Analyse de la forme des trajectoires de croissance	65
3.2.4.2.	Typologie des séries de croissance	67
3.3.	RESULTATS	71
3.3.1.	<i>Toutes espèces confondues</i>	71
3.3.1.1.	Tendance des séries de croissance	71
3.3.1.2.	Typologie des séries de croissance	72
3.3.1.3.	Test de l'effet espèce	76
3.3.1.4.	Test de l'existence d'une structuration spatiale des groupes	78
3.3.1.5.	Effet de la taille, de l'accroissement total et de la variabilité de l'accroissement	80
3.3.2.	<i>Analyse des cinq espèces principales</i>	81
3.3.2.1.	Tendance des séries de croissance pour les cinq espèces principales	81
3.3.2.2.	Typologies des cinq espèces principales	82
3.3.2.3.	Caractérisation des groupes	89
3.4.	DISCUSSION	93
4.	CROISSANCE DIAMETRIQUE POTENTIELLE ET MOYENNE ET EFFET DE L'ACCES A LA LUMIERE CHEZ DIPTEROCARPUS INDICUS, VATERIA INDICA, KNEMA ATTENUATA ET HUMBOLDTIA BRUNONIS	97
4.1.	INTRODUCTION	97
4.1.1.	<i>Étude de la croissance en forêts tropicales</i>	97
4.1.2.	<i>Caractérisation par la méthode croissance potentielle*réducteur</i>	98
4.1.3.	<i>Les facteurs de variation de la croissance</i>	99
4.1.4.	<i>Application à Uppangala</i>	101
4.2.	METHODE	102
4.2.1.	<i>Données</i>	102
4.2.1.1.	Estimation de l'accès à la lumière	102
4.2.1.2.	Calcul des accroissements diamétriques	103
4.2.2.	<i>Équations de croissance</i>	105
4.2.2.1.	Modèles avec asymptote sur le dbh : équation de Chapman-Richards, de Gompertz et logistique ...	105
4.2.2.2.	Modèle sans asymptote	105
4.2.3.	<i>Ajustement d'une courbe de croissance moyenne</i>	105
4.2.4.	<i>Ajustement d'une courbe de croissance potentielle par régression par quantile</i>	106
4.2.5.	<i>Extrapolation de l'évolution du dbh en fonction de l'âge</i>	108
4.2.6.	<i>Régression en fonction des classes de CP sur les résidus de l'ajustement de la croissance potentielle</i>	108
4.3.	RESULTATS	109

4.3.1.	<i>Ajustement de la croissance moyenne</i>	109
4.3.2.	<i>Ajustement de la croissance potentielle par régression quantile</i>	112
4.3.2.1.	Ajustement aux données de <i>Dipterocarpus indicus</i>	112
4.3.2.2.	Ajustement aux données de <i>Vateria indica</i>	115
4.3.2.3.	Ajustement aux données de <i>Knema attenuata</i>	118
4.3.2.4.	Ajustement aux données de <i>Humboldtia brunonis</i>	121
4.3.2.5.	Comparaison des espèces	123
4.3.3.	<i>Prise en compte de la compétition pour la lumière</i>	125
4.4.	DISCUSSION	128
5.	RELATIONS ALLOMETRIQUES ENTRE LES DIFFERENTES PARTIES DES ARBRES : UNE APPROCHE COMPARATIVE ENTRE <i>DIPTEROCARPUS INDICUS</i>, <i>VATERIA INDICA</i>, <i>KNEMA ATTENUATA</i> ET <i>HUMBOLDTIA BRUNONIS</i>, ET SELON LES SITUATIONS DE PENTE	129
5.1.	INTRODUCTION	129
5.1.1.	<i>Intérêts de la caractérisation des relations entre les différentes dimensions d'un organisme</i>	129
5.1.2.	<i>Les relations entre allométries et autres caractéristiques écologiques des espèces</i>	131
5.1.3.	<i>Les précédents résultats obtenus sur les données d'Uppangala</i>	133
5.1.4.	<i>Une question de méthode</i>	134
5.1.5.	<i>Étude des stratégies de croissance et des trajectoires de développement</i>	136
5.2.	METHODE	137
5.2.1.	<i>Données</i>	137
5.2.1.1.	Protocoles des mesures dendrométriques	137
5.2.1.2.	Choix des espèces	137
5.2.1.3.	Effet de la pente du terrain sur les allométries	137
5.2.1.4.	Données dendrométriques disponibles pour les quatre espèces principales et par type de pente pour les deux Dipterocarpaceae	139
5.2.2.	<i>Ajustement des allométries : enveloppes et médiane</i>	141
5.2.2.1.	Choix des équations pour les allométries	141
5.2.2.2.	Ajustement des enveloppes par régression par quantile	142
5.2.2.3.	Ajustement de la moyenne par régression classique	143
5.3.	RESULTATS	144
5.3.1.	<i>Ajustement des allométries et comparaison des quatre espèces principales</i>	144
5.3.2.	<i>Hauteur totale – dbh</i>	144
5.3.2.1.	Diamètre du houppier – dbh	151
5.3.2.2.	Profondeur du houppier – hauteur totale	154
5.3.2.3.	Surface du houppier – dbh	157
5.3.3.	<i>Comparaison des relations allométriques selon la situation par rapport à la pente du terrain pour <i>Dipterocarpus indicus</i> et <i>Vateria indica</i></i>	160
5.3.3.1.	Allométries hauteur totale – dbh	160
5.3.3.2.	Allométries diamètre du houppier – dbh	163
5.3.3.3.	Allométries profondeur du houppier – hauteur totale	166
5.3.3.4.	Allométrie surface du houppier – dbh	169
5.4.	DISCUSSION	173

5.4.1.	<i>Comparaison des quatre espèces principales</i>	173
5.4.1.1.	Allométrie hauteur totale – dbh	173
5.4.1.2.	Allométries des dimensions du houppier.....	175
5.4.1.3.	Conclusions	176
5.4.2.	<i>Comparaison des relations allométriques selon la pente du terrain pour Dipterocarpus indicus et Vateria indica</i>	177
5.4.2.1.	Allométrie hauteur totale – dbh	177
5.4.2.2.	Allométries des dimensions du houppier.....	178
6.	DISCUSSION GENERALE	181

1. Introduction

Dans un contexte de changements globaux où les forêts tropicales humides sont au cœur de l'attention (rôle dans le cycle du carbone, réservoir de biodiversité...), les stratégies de gestion à long-terme des forêts nécessitent de mieux comprendre les différents processus de la dynamique forestière. La détermination et la caractérisation des processus fondamentaux de la dynamique forestière (mortalité, recrutement, croissance) sont cruciales pour la modélisation et la gestion des peuplements forestiers (Clark and Clark 1999). En particulier, il est primordial de caractériser et de modéliser la croissance au niveau des arbres et du peuplement. La complexité des forêts denses humides sempervirentes rend difficile cette caractérisation qui nécessite la collecte de données conséquentes. Dans ce but, de nombreux dispositifs d'étude permanents ont été installés dans des forêts tropicales afin d'assurer un suivi des processus fondamentaux de la dynamique (Beetson et al. 1992, Condit 1995, Sheil 1995) et permettent la constitution de bases de données indispensables à l'exploration des processus impliqués dans la dynamique forestière (Peacock et al. 2007, Phillips et al. 2008, Lewis et al. 2009).

L'installation par l'Institut Français de Pondichéry en 1990 du dispositif d'étude permanent d'Uppangala en forêt non perturbée, dans les Ghâts occidentaux de l'Inde s'inscrit dans cette démarche de compréhension des processus de la dynamique forestière en peuplement tropical hétérogène (Elouard et al. 1997a). Ce dispositif de suivi de la dynamique forestière a déjà permis une première approche des relations entre structure et dynamique (Pélissier 1995) ; une analyse architecturale des espèces principales (Durand 1999) et une modélisation de la dynamique à l'échelle du peuplement (Moravie 1999, Robert 2001) à partir d'une série d'observations couvrant 1990-1998. Les données recueillies après 1998 n'ont pas été exploitées. Après 18 années, les données d'un suivi régulier et précis sur une forêt dense humide sempervirente asiatique à forte saisonnalité sont riches d'informations à tirer sur la dynamique forestière de ce type de peuplement.

L'estimation des caractéristiques démographiques (mortalité et recrutement) et de la croissance permet d'aborder l'évolution de la biomasse du peuplement forestier qui est déterminée par le bilan démographique (mortalité versus recrutement) et la croissance en surface terrière, généralement assez bien corrélée à la biomasse. Cette démarche apporte un éclairage sur le rôle controversé de puits ou de source des forêts tropicales dans le cycle du carbone, dans un contexte de changement climatique (Clark 2004, Cramer et al. 2004, Malhi and Phillips 2004, Lewis et al. 2009). D'autre part, Condit et al. (2006) mettent en avant l'hypothèse d'un rôle de la diversité des caractéristiques démographiques dans le maintien et la coexistence d'un grand nombre d'espèces en forêt tropicale humide (théorie de la niche démographique).

La croissance individuelle des arbres est un processus majeur de la dynamique forestière (Clark and Clark 1999). Sa compréhension est indispensable à la modélisation de la dynamique des populations d'arbres et des forêts, qu'elles soient vues comme un réservoir de biodiversité ou comme un puits de carbone (Bullock 1997). Or il devient de plus en plus nécessaire de mieux comprendre et modéliser la dynamique des forêts naturelles tropicales

pour prédire leurs réponses, probablement diverses, face aux changements globaux (Clark 2004).

Pourtant peu d'études et d'analyses se sont focalisées sur les divers aspects du processus de croissance en forêts naturelles tropicales. L'écologie des communautés s'est plutôt focalisée sur les traits de vie liés au cycle biologique comme la pollinisation, la production de diaspores et la dispersion ; ou la notion de tempérament qui s'appuie sur la réponse à la lumière disponible (Grime 1974, Swaine and Whitmore 1988, Oldeman and van Dijk 1991). Dans les études correspondantes (Clark and Clark 1992, Favrichon 1994, Condit et al. 1996), les traits liés à la croissance sont souvent simples (taux de croissance moyen, « croissance lente », « croissance rapide »...), évalués au niveau des espèces (la variabilité intra-spécifique est rarement considérée) et parfois approchés indirectement (par exemple via la densité du bois, Ter Steege et al. 2006).

Si quelques modèles de dynamique considèrent la variabilité inter-spécifique, au moins au travers de groupes fonctionnels d'espèces (Gourlet-Fleury et al. 2005, Delcamp 2007), très peu d'études prennent en compte la variabilité intra-spécifique de la croissance et son impact sur la dynamique globale du peuplement et sur les prédictions à long-terme des modèles de dynamique (Vincent and Harja 2008, Vieilledent 2009). A fortiori, la variabilité temporelle « intra-individuelle » de la croissance et des allocations de ressources entre les diverses parties d'un arbre, est encore plus rarement prise en compte.

De plus, le suivi est effectué sur de courtes périodes à l'échelle de la vie des individus (Condit et al. 1993) et sur un nombre de sites de référence limité, comparé à la variété des types forestiers humides dans la bande intertropicale. La question de l'extrapolation de la caractérisation de la croissance à toute la durée de vie des individus et à large échelle spatiale se pose donc.

L'objectif majeur de la présente étude est de caractériser la croissance des principales espèces arborescentes d'une forêt tropicale humide sempervirente des Ghâts occidentaux en Inde. Nous tenterons de mettre en évidence les différentes stratégies de croissance des principales espèces d'Uppangala qui leur permettent d'accéder aux ressources les plus limitantes (notamment la lumière), d'occuper l'espace tridimensionnel et d'atteindre leur strate de prédilection (sous-bois, canopée, émergent).

D'après Westoby (1998), la stratégie écologique d'une espèce est l'ensemble des adaptations spécifiques qui permettent le maintien de cette espèce dans une communauté. Nous définirons comme « stratégie de croissance » l'allocation préférentielle des ressources à la croissance en diamètre ou en hauteur du tronc et/ou à l'extension latérale ou verticale du houppier. Pour une espèce donnée, cette stratégie peut évoluer au cours de l'ontogénie (Clark and Clark 1992, Dalling et al. 2001, Yamada et al. 2005) et en fonction des conditions locales (Bloor and Grubb 2004). Nous nommerons 'trajectoire de développement' d'un individu la séquence des stratégies de croissance en fonction des stades de développement et la variabilité des ces stratégies ('plasticité') en réponse à la diversité des conditions environnementales locales rencontrées à un stade donné.

Ces stratégies jouent un rôle dans la compétition pour l'occupation de l'espace et pour l'accès aux ressources, elles influencent donc le succès d'un individu, au sens de sa survie et de l'accomplissement de son cycle biologique, et au-delà de l'individu, l'abondance relative, voire le maintien de l'espèce dans le peuplement. On peut donc leur supposer un rôle dans la coexistence des espèces en forêt.

Dans la plupart des études sur la croissance, seule la croissance radiale en circonférence/diamètre est considérée, en raison de son accessibilité pour les mesures ; la prise en compte de la croissance en hauteur est souvent liée à des études sur les jeunes stades.

Or la croissance d'un arbre intègre plusieurs dimensions : croissance du tronc (radiale et apicale), extension du houppier (verticale et latérale)...

L'étude des relations allométriques qui lient les différentes dimensions d'un arbre permet d'aborder de manière indirecte la notion d'allocation différentielle de la biomasse produite pour la croissance. Ces relations sont une propriété fondamentale des organismes vivants et elles influencent fortement leur croissance et leur métabolisme (Schmidt-Nielsen 1984 cité par King 2005, Niklas 1994 cité par King 2005, Niklas and Enquist 2001). Des réflexions théoriques postulent un lien étroit entre allométries, métabolisme, accès aux ressources et chances de survie (West et al. 1999, Brown et al. 2004). D'autre part, les patrons d'allocation de la croissance vont jouer un rôle primordial dans le succès d'un individu (Weiner 2004) et dans ses chances de survie. Le partitionnement des ressources peut se faire selon différentes stratégies, cependant, les règles d'allocation du carbone aux différentes parties de l'arbre sont encore peu comprises. D'après King (1990), l'étude des relations allométriques permet de suivre d'un point de vue dynamique la morphologie des espèces, telle qu'elle évolue au cours de l'ontogénie. De plus, elle permet de mettre en évidence les différentes trajectoires permettant de passer du stade de plantule au stade adulte. Vieilledent (2009) démontre que la variabilité intra-spécifique des relations allométriques est impliquée dans la coexistence des espèces.

Du point de vue de la variabilité « intra-individuelle » de la croissance au cours du temps, l'existence de rythmes de la croissance diamétrique et, le cas échéant, de ses déterminants endogènes et exogènes demeurent peu explorés. La croissance peut-être définie par trois composantes (Guédon et al. 2007, Chaubert-Pereira 2008, Chaubert-Pereira et al. 2009) : ontogénique (succession de phases), environnementale (macro-environnement : climat...) et individuelle (facteurs génétiques, parasites, maladies, compétition locale entre individus).

Les suivis de croissance d'une grande précision et effectués annuellement sur le dispositif d'Uppangala offrent l'opportunité d'explorer les variations intra-individuelle de la croissance et en particulier l'expression de rythmes de croissance périodiques ou pseudo-périodiques. Des méthodes d'analyses développées récemment (Ollier et al. 2003, Ollier et al. 2006) permettent en effet de tester l'existence de périodicités dans des séries longitudinales de croissance radiale. Peu d'études ont été menées sur l'existence de rythmes supra-annuels du développement et du fonctionnement des arbres, excepté en ce qui concerne les phénomènes de floraison et fructification de masse ('mast flowering' et 'mast fruiting') bien connus en forêt tropicale (Appanah 1985, Ashton 1989, Curran et al. 1999) mais dont l'origine fait encore débat (Kelly and Sork 2002, Cannon et al. 2007a). En architecture, la rythmicité a plutôt été étudiée du point de vue de la croissance primaire (Loubry 1994, Durand 1999, Chaubert-Pereira 2008).

La démarche exploratoire employée lors de cette étude a conduit à aborder des aspects très divers de la croissance des arbres, grâce à des méthodes d'analyse variées. Les résultats sont présentés sous la forme de chapitres relativement indépendants.

Le chapitre 2 de la présente étude est consacré à une analyse générale de la démographie et de la croissance du peuplement afin de resituer le dispositif d'Uppangala par rapport à d'autres forêts sempervirentes et de déterminer le cadre des analyses suivantes. Un bilan démographique est effectué dans le but d'intégrer les résultats d'Uppangala dans le débat actuel sur l'évolution à long-terme de la dynamique forestière en réponse aux changements climatiques.

Dans le chapitre 3, nous testons l'existence d'une périodicité ou pseudo-périodicité de la croissance radiale grâce à l'application d'une méthode de décomposition de la variance de séries longitudinales de croissance diamétrique sur des bases périodiques orthonormées. Cette

analyse est menée sur l'ensemble des espèces du dispositif, puis par espèces pour les principales espèces.

La variabilité interspécifique de la croissance moyenne et potentielle des espèces principales du site d'étude est explorée au chapitre 4. La réponse de la croissance à la disponibilité de la lumière est également abordée dans ce chapitre, au travers d'un indice qualitatif d'illumination de la couronne (Dawkins 1958, Alder and Synnott 1992).

Enfin, les stratégies de croissance des espèces principales d'Uppangala sont étudiées au travers des relations allométriques spécifiques dans le chapitre 5. L'accent y est mis sur la variabilité intra-spécifique de ces relations lors de la comparaison des espèces.

2. Démographie et croissance du peuplement forestier à Uppangala

2.1. Introduction

Les caractéristiques démographiques (mortalité, recrutement) des forêts tropicales ainsi que leur croissance en biomasse suscitent un intérêt accru, pour deux raisons principales, l'une liée à leur biodiversité (Wright 2002, Leigh et al. 2004), l'autre à leur rôle dans le cycle global du carbone (Clark 2004, Cramer et al. 2004, Malhi and Phillips 2004, Lewis et al. 2009).

La grande diversité des espèces d'arbres des forêts tropicales reste l'objet de plusieurs hypothèses alternatives mais pas forcément exclusives. Parmi celles relevant du concept de la niche écologique (Hutchinson 1965), l'hypothèse basée sur une dimension démographique (« demographic niche ») a récemment fait l'objet d'un nouvel intérêt (Condit et al. 2006). Cette théorie, expliquant la coexistence des espèces par leurs différences en termes de « traits démographiques » (incluant les caractéristiques de croissance), se réfère à un compromis, souvent invoqué en écologie, entre vitesse de croissance et durée de vie qui favoriserait la coexistence des espèces et la diversité totale.

Du point de vue de la place des forêts tropicales dans le cycle du carbone, le débat porte sur un rôle possible des forêts naturelles tropicales dans la séquestration de carbone. Dans le contexte actuel de changement climatique, il apparaît primordial de déterminer le rôle potentiel des forêts tropicales en tant que puits ou sources de carbone (Clark 2004). Le faible nombre de dispositifs de mesures des échanges gazeux au-dessus de la canopée (du type « tours à flux ») des forêts tropicales imposent de considérer l'approche complémentaire (dite « bottom-up »), basée sur le suivi de la démographie (mortalité, recrutement) et de la croissance des arbres sur la base de parcelles forestières permanentes, régulièrement inventoriées et mesurées. Les prédictions sur l'évolution des forêts tropicales en réponse aux changements climatiques, passant par le développement de modèles prédictifs de la dynamique forestière, peuvent être améliorées en prenant en compte les réalités écologiques de la biodiversité et de la compétition pour la lumière (Purves and Pacala 2008).

Il n'existe actuellement pas de consensus sur les évolutions de la dynamique forestière et sur les relations entre dynamique et biomasse, bien que les études à large échelle se multiplient. Cependant, la méthodologie employée dans ces études est contestée : le comportement des forêts est probablement sous la dépendance des conditions locales (climat, sols, histoire de la forêt), qui sont variables au travers des tropiques et souvent mal connues (du point de vue de l'histoire anthropique ou climatique) en un site donné (Fisher et al. 2008).

Dans une étude portant sur 40 sites en forêt tropicale, Phillips et Gentry (1994) mettent en évidence une accélération du turnover (mesuré par la mortalité et le recrutement) depuis 1950 et surtout à partir de 1980 et Phillips et al. (2008) concluent au rôle de puits joué par la forêt Amazonienne. Baker et al. (2004) notent également une augmentation de la biomasse aérienne sur 59 sites de forêt Amazonienne. Lewis et al. (2004) observent une augmentation de la biomasse aérienne, de la croissance et de la mortalité sur 50 dispositifs d'étude permanents en Amérique du Sud. Une autre étude plus récente (Lewis et al. 2009) utilisant les parcelles de suivi permanent disponibles en Afrique, conclut, elle-aussi à un stockage net de carbone dans les forêts naturelles africaines. Laurance et al. (2009) mettent en évidence une variation significative des paramètres de la dynamique forestière entre 1981 et 2003 en

Amazonie Centrale, Brésil : ils observent une augmentation significative de la mortalité, une augmentation significative mais moins élevée du recrutement, un comportement plus variable de la croissance (accélération générale mais qui varie avec l'intervalle de mesure, et minimum quand la mortalité est maximale), une augmentation de la surface terrière mais pas de tendance significative concernant la densité. Les causes possibles évoquées pour expliquer ces changements sont la fertilisation par l'augmentation du CO₂ atmosphérique et les variations des températures régionales, des précipitations, du rayonnement solaire disponible ou des dépôts de nutriments.

Au contraire, Feeley et al. (2007) concluent à un déclin de la croissance sur des dispositifs permanents de 50 ha à Barro Colorado Island (Panama) entre 1981 et 2005 et à Pasoh (Malaisie) entre 1990 et 2000. Clark et al. (2003a) observent également une diminution de la croissance des arbres entre 1984 et 2000 au Costa Rica.

Des événements ponctuels peuvent également jouer un rôle important sur la dynamique forestière. Enquist et Leffler (2001) soulignent l'effet dépressif des périodes sèches bien marquées (notamment les années El Niño) sur la croissance dans les forêts de terre ferme et Phillips et al. (2009) observent une perte de biomasse marquée à l'échelle du bassin amazonien corrélée à la sécheresse de 2005. De plus, Wielicki et al. (2002) ont montré que le bilan énergétique radiatif tropical était dynamique et variable en fonction de la couverture nuageuse moyenne. Il est donc important de prendre en compte la variabilité interannuelle des variables climatiques et des processus dynamiques.

Du point de vue de la réflexion sur la coexistence des espèces comme des interrogations sur le stockage du carbone, il est important d'analyser des données de dynamique forestières sur des séries suffisamment longues. Après 18 années de suivi, le dispositif d'Uppangala donne maintenant cette opportunité pour une forêt humide sempervirente asiatique à forte saisonnalité.

Le dispositif d'étude permanent d'Uppangala occupe certes une surface réduite (suivi de la dynamique sur moins de 6 ha au total) comparé à d'autres dispositifs d'étude permanents tels que ceux du réseau Center for Tropical Forest Science (CTFS¹) ; cependant, il bénéficie depuis 18 ans d'un suivi annuel de la croissance et de la mortalité ainsi que d'un suivi du recrutement tous les quatre ans. De plus, le suivi de la croissance présente l'avantage exceptionnel d'être effectué à l'aide de bandes dendrométriques fixées directement sur les arbres, permettant une précision de mesure largement supérieure à celle obtenue avec un marquage du point de mesure et des relevés au mètre ruban.

D'autre part, peu de dispositifs d'étude permanents dédiés à l'étude des forêts tropicales humides sont marqués par une forte saisonnalité du climat telle que celle observée à Uppangala (Elouard et al. 1997b).

Le chapitre présent se veut donc une contribution originale à l'étude générale de la dynamique des forêts denses humides sempervirentes. De plus, cette analyse générale de la dynamique de la forêt d'Uppangala servira de préalable aux analyses réalisées dans les chapitres suivants et permettra d'éclairer certains résultats.

L'étude des caractéristiques démographiques et de la croissance à Uppangala sera tout d'abord réalisée sur l'ensemble des espèces présentes sur le dispositif. Elle sera complétée par une analyse sur les espèces importantes (en termes d'effectif et de surface terrière) qui sont par ailleurs considérées comme l'ossature de la forêt et ont des rôles bien individualisés dans la stratification (Pélissier 1995, Elouard et al. 1997b) : *Dipterocarpus indicus*, *Vateria indica*, *Myristica dactyloides*, *Knema attenuata* et *Humboldtia brunonis*.

¹ <http://www.ctfs.si.edu/>

2.2. Méthode

2.2.1. Présentation dispositif

2.2.1.1. Situation géographique, climat, pédologie

Le site de référence principal pour l'étude présente est le site expérimental d'Uppangala (ca. 12° 32' 15" N, 75° 39' 46 E) situé dans la régions des Ghâts occidentaux de l'Inde qui, avec Sri Lanka, constitue l'un des 34 hotspots mondiaux de la biodiversité (Myers et al. 2000). Le site appartient à la réserve forestière de Kadamakal, à la limite des districts forestiers du Kodagu et du Dakshina Kannada dans le Sud de l'état indien du Karnataka. La zone est depuis peu englobée dans le Pushpagiri Wildlife Sanctuary, géré par le Karnataka Forest Department, ce qui lui confère un statut de protection accru (Figure 2-1).

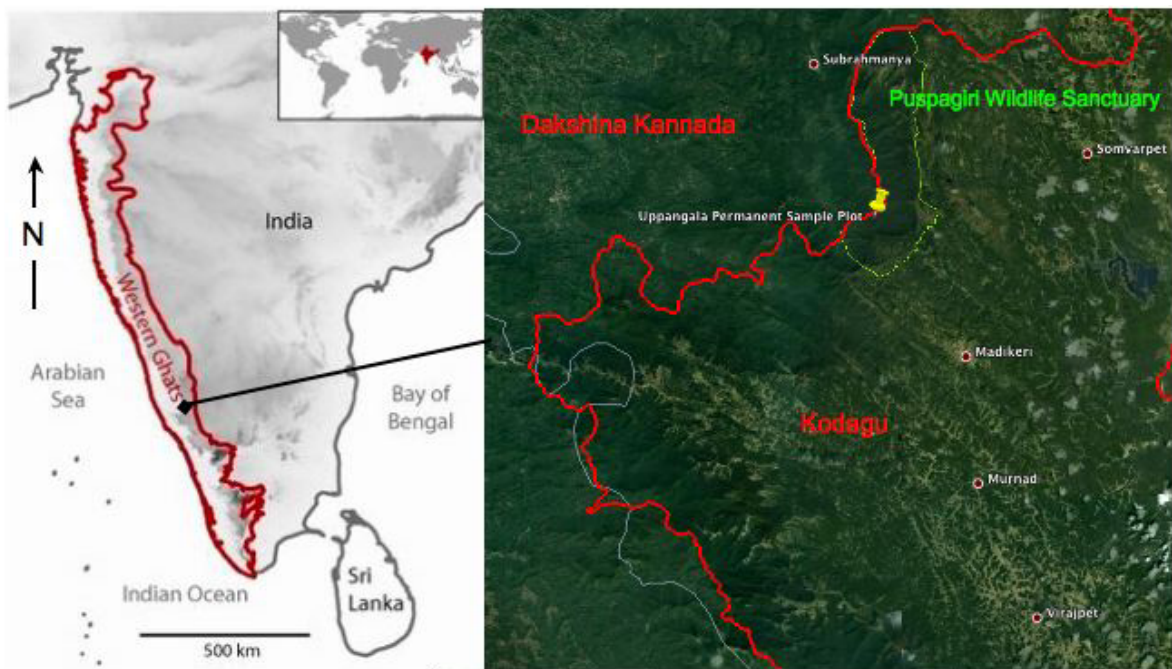


Figure 2-1. Carte de situation du dispositif permanent d'Uppangala (en jaune) dans les Ghâts occidentaux de l'Inde (image satellite extraite de Google Earth ®). L'image satellite fait apparaître la limite de végétation entre les contreforts très boisés des Ghâts (à gauche), où est situé le dispositif, et le plateau du Karnataka (à droite).

Située à une altitude comprise entre 300 et 600 m, sur les contreforts des Ghâts occidentaux, cette station permanente de l'IFP est constituée de 28 ha de forêt dense humide sempervirente qui n'ont jamais été exploités par le passé. La réserve forestière de Kadamakal, restée inaccessible par la route jusqu'en 1959, a néanmoins été parcourue en coupe sélective dans les années 70-80 et pour certaines parties, affectée par des incendies postérieurs à l'exploitation (Loffeier 1989). L'exploitation sélective modérée s'est cependant limitée à une rotation unique d'extraction d'une dizaine d'arbres à l'hectare, qui a épargné la zone où est installé le dispositif d'étude, si bien que celui-ci se trouve aujourd'hui protégé au cœur d'un massif forestier relativement dense et bien conservé. Cette zone est même considérée comme l'un des fragments de forêt dense humide sempervirente les mieux conservés des Ghâts occidentaux.

La carte des bioclimats des Ghâts de Pascal (1982) place le site dans la zone de précipitations annuelles supérieures à 5000 mm ; les températures moyennes mensuelles sont comprises entre 25 et 29°C. L'année est divisée en une période de mousson de mai à octobre (avec un maximum de précipitations en juin-juillet) et une saison sèche marquée de novembre à avril

(Elouard et al. 1997b). La moyenne annuelle des précipitations enregistrées dans le village d'Uppangala, à une altitude d'environ 200 m à 5 km au pied du dispositif, est de 5108 mm pour les années 1993-2007 (les années 1998 et 1999 sont exclues car il manque des mesures), avec 91% des précipitations entre juin et octobre et une longueur de saison sèche moyenne de 3,8 mois (un mois étant ici considéré comme sec lorsque les précipitations mensuelles sont inférieures à 45 mm) (Figure 2-2).

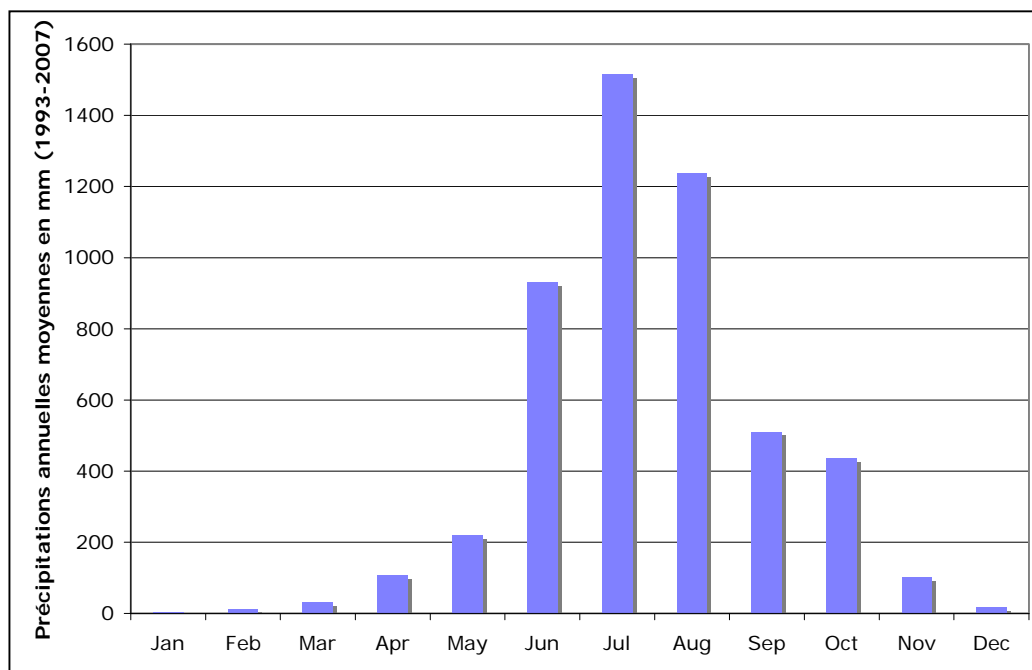


Figure 2-2. Précipitations mensuelles moyennes enregistrées au village d'Uppangala (alt. 200 m) entre 1993 et 2007.

Pour certaines analyses portant sur des données antérieures à 1993, nous avons utilisé des séries pluviométriques fournies par les services forestiers du Karnataka pour la ville voisine de Subrahmanya (alt. 120 m à 15 km du village d'Uppangala), ainsi que les moyennes pour le district du Dakshina Kannada (le district du Kodagu qui s'étend essentiellement sur le plateau à l'arrière de la crête des Ghâts (cf. Figure 2-1) ayant une pluviométrie plus faible). Deux séries pluviométriques complètes (1990-2008) ont ainsi été prédites sur la base d'un modèle linéaire simple entre les valeurs de précipitations annuelles enregistrées à Uppangala et celles enregistrées à Subrahmanya d'une part ($R^2=0,65$), et en moyenne pour le district du Dakshina Kannada d'autre part ($R^2=0,49$) sur la période commune, 1993-2007 (Figure 2-3).

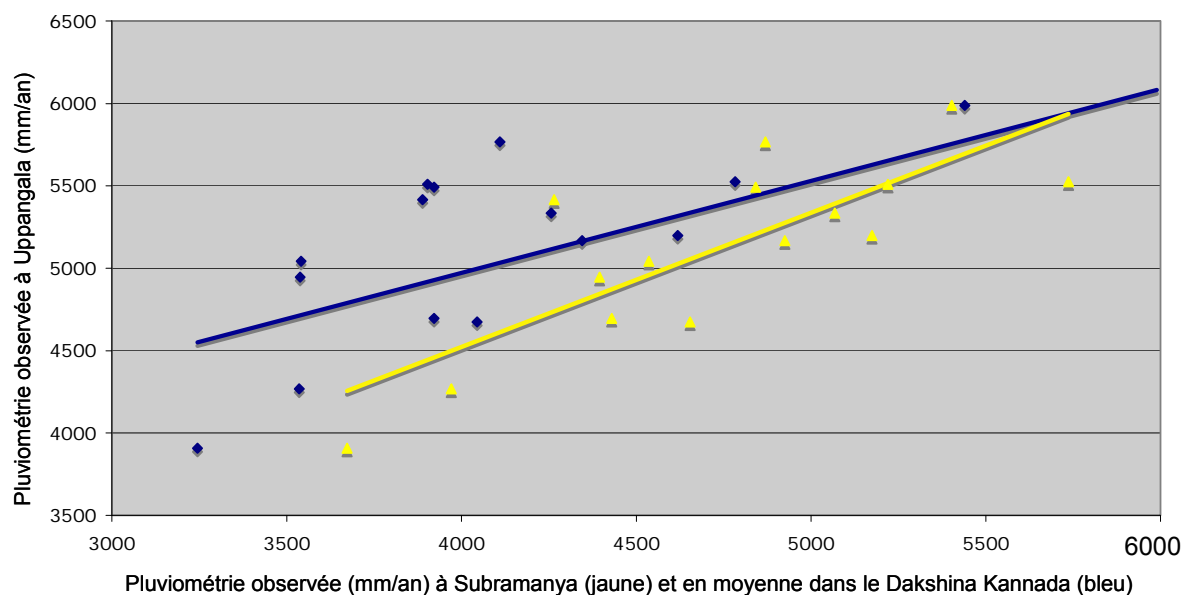


Figure 2-3. Régressions linéaires entre les pluviométries annuelles observées à Subrahmanya (en jaune) et dans le Dakshina Kannada (en bleu) et Uppangala pour la période 1993-2007.

Ces modèles simples reproduisent assez bien les variations inter-annuelles observées à Uppangala (Figure 2-4).

La série pluviométrique prédite à partir des données de Subrahmanya est la plus proche de celle d'Uppangala sur la période 1993-2007 (somme des carrés des écarts = $1,56 \cdot 10^{-6}$ contre $2,22 \cdot 10^{-6}$ pour Dakshina Kannada) et sera donc utilisée dans la suite pour prédire la pluviométrie des années manquantes à Uppangala (1990-1992).

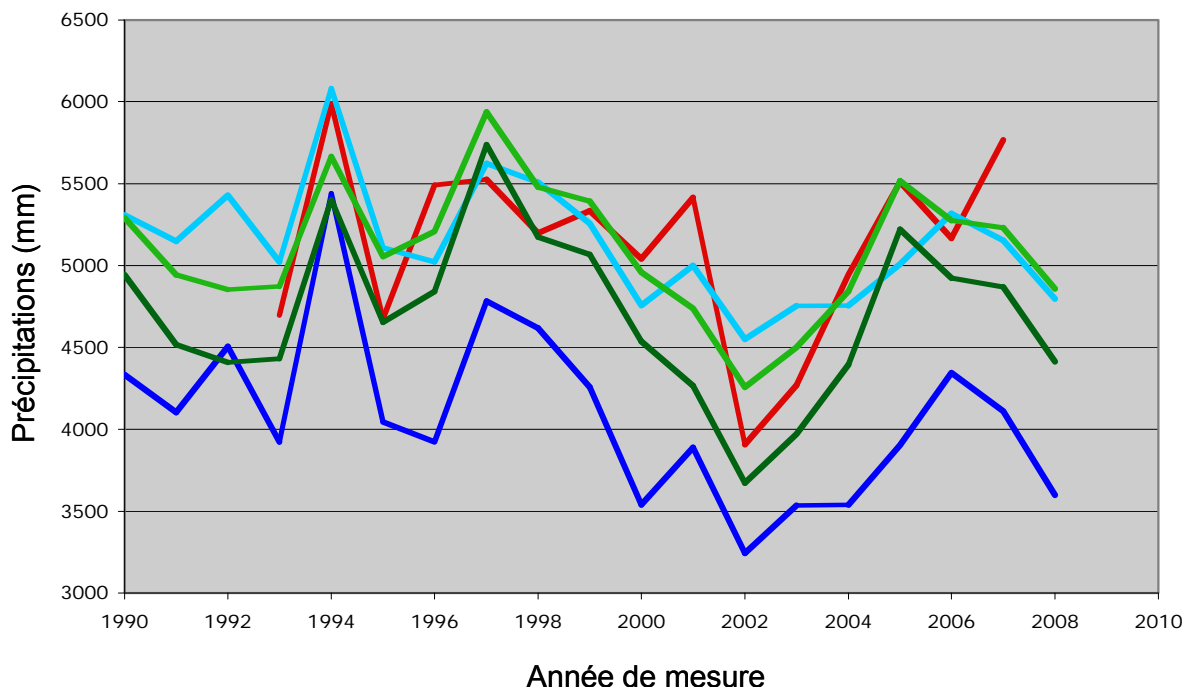


Figure 2-4. Précipitations totales annuelles observées autour du site d'étude d'Uppangala et valeurs prédites à partir de ces séries. Séries observées à Uppangala (en rouge), Subrahmanya (en vert foncé) et en moyenne pour le district du Dakshina Kannada (en bleu foncé) et séries prédites pour Uppangala à partir des données de Subrahmanya (en vert clair) et Dakshina Kannada (en bleu clair).

La géologie générale du Sud de l'Inde est constituée de roches archéennes du bouclier précambrien dominées par des gneiss et des granites intrusifs (Pascal 1984, Pélissier 1995). Les sols de la réserve forestière de Kadamakal sont classés par Ferry (1994) parmi les sols ferrallitiques fortement désaturés et appauvris (« dystric cambisols » selon la classification FAO/UNESCO, FAO 1988), dans lesquels la kaolinite domine largement la fraction argileuse. Deux faciès cohabitent cependant au niveau du site d'étude : des sols profonds sur altérites anciennes au niveau des replats d'interfluve ; des sols sur éboulis, riches en matériau grossiers, blocs et graviers peu altérés dans les pentes qui bordent les talwegs (Loffeier 1989, Pélissier 1995).

Le dispositif d'étude est installé au niveau de l'escarpement des Ghâts dans une situation topographique accidentée, sur un versant de pente générale vers le Nord et entaillé de ravines parallèles où coulent depuis la crête plusieurs torrents saisonniers.

Les variations topographiques locales et les variations de sol induites représentent le principal facteur d'hétérogénéité environnementale à l'échelle du dispositif d'étude.

2.2.1.2. Caractéristiques du peuplement forestier

La forêt d'Uppangala appartient aux forêts denses humides sempervirentes de basse altitude de type *Dipterocarpus indicus*-*Kingiodendron pinnatum*-*Humboldtia brunonis* dans la classification de Pascal (1984). Le dispositif abrite 91 espèces d'arbres de plus de 30 cm de circonférence (Elouard et al. 1997b), dont deux tiers sont représentées par moins de 2 individus par hectare, ce qui les rend difficiles à étudier. A Uppangala, forêt naturelle sans perturbation majeure, les espèces pionnières représentent 1,1% du nombre total d'individus (Pélissier 1995).

En dépit de sa forte diversité spécifique - l'indice de Simpson, qui s'interprète comme la probabilité que deux individus tirés au hasard soient de la même espèce, a été estimé à 0,92 par Pascal et Pélissier (1996) - le peuplement forestier de la station d'étude permanente d'Uppangala présente la caractéristique exceptionnelle pour une forêt tropicale humide, d'être dominée par un très petit nombre d'espèces très abondantes (Figure 2-5).

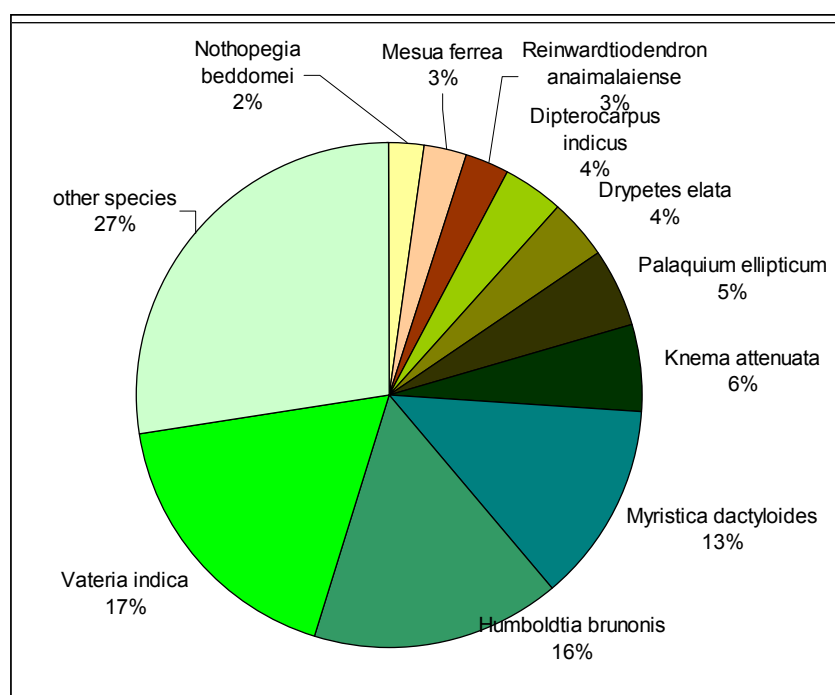


Figure 2-5. Distribution de fréquence des espèces à Uppangala au premier inventaire (réalisé en 1990).

Les espèces arborées d'Uppangala se répartissent en quatre grands ensembles structuraux en fonction de la hauteur potentiellement atteinte par les adultes et chaque strate est dominée par une espèce principale (Pascal 1984, Pélissier 1995) :

- émergents ≥ 39 m de hauteur (espèce dominante, *Dipterocarpus indicus*, Dipterocarpaceae, peut atteindre 50 m de hauteur) ;
- espèces de canopée 25-39 m de hauteur (espèce dominante, *Vateria indica*, Dipterocarpaceae, peut atteindre 50 m de hauteur) ;
- espèces de sous-canopée 15-25 m de hauteur (espèce dominante, *Myristica dactyloides*, Myristicaceae, ne dépasse pas 25 à 30 m de hauteur) ;
- espèces de sous-bois < 15 m de hauteur (espèce dominante, *Humboldtia brunonis*, Caesalpiniaceae, ne dépasse pas 15 m hauteur).

Chacune des espèces principales, qui occupe un niveau différent dans l'organisation verticale du peuplement, présente une structure diamétrique particulière (Pélissier 1995) :

- *Dipterocarpus indicus* présente une distribution diamétrique relativement aplatie avec une forte décroissance dans les premières classes (petits diamètres), ce qui pourrait s'interpréter comme une forte mortalité chez les jeunes individus et de bonnes chances pour les survivants d'atteindre les grandes classes de diamètre ;
- *Vateria indica* présente une distribution faiblement et régulièrement décroissante, ce qui correspondrait à des taux de mortalité et de recrutement à peu près constants dans toutes les classes ;
- *Myristica dactyloides* est bien représenté dans les classes moyennes (avec un déficit dans les petites classes) et n'atteint pas de gros diamètres ;
- *Humboldtia brunonis* est limitée aux petits diamètres et présente des effectifs par classes très rapidement décroissants.

Ces quatre espèces représentent 50% des individus de plus de 30 cm de circonférence mesurés lors de l'inventaire initial (1990) et 58% de la surface terrière de ces mêmes arbres, dont 43% pour les seuls *Vateria indica* et *Dipterocarpus indicus* (Figure 2-6).

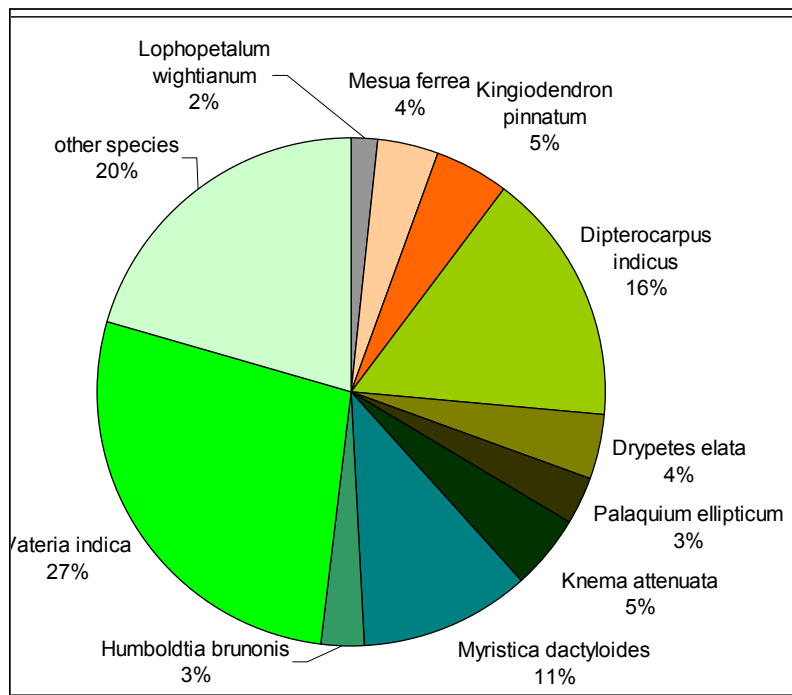


Figure 2-6. Répartition de la surface terrière par espèce au premier inventaire (réalisé en 1990).

Ces quatre espèces constituent « l'ossature » de la forêt et sont représentatives de sa structure (Pélissier 1995, Pascal and Pélissier 1996, Elouard et al. 1997b). Ces caractéristiques font de la forêt d'Uppangala une cible de choix pour une modélisation de la dynamique forestière basée sur l'étude et la représentation de quelques espèces caractéristiques (Moravie 1999, Robert 2001).

Knema attenuata (Myristicaceae), espèce de sous-canopée taxonomiquement et morphologiquement proche de *Myristica dactyloides*, sera également considérée dans certaines analyses car cette espèce a été choisie comme espèce représentative des arbres de sous-canopée dans les chapitres suivants.

2.2.1.3. Échantillonnage, plan du dispositif

Le dispositif d'étude de la forêt d'Uppangala se compose de deux types de parcelles échantillons (Figure 2-7) :

- cinq bandes, A à E, orientées Nord-Sud et espacées de 100 m, d'une largeur de 20 m et d'une longueur variant entre 180 et 370 m, qui constituent un échantillon systématique de 3,12 ha installé en 1990 ;
- trois parcelles rectangulaires, H, R et S, d'une superficie de 0,44 à 1,74 ha installés entre 1990 et 1993 et destinées à l'analyse fine de la dynamique forestière ; la parcelle H se compose d'une sous-parcelle H1 d'une superficie de 1,1 ha installée en 1990, et de deux sous-parcelles H2 et H3 correspondant à deux extensions successives réalisées en 1992 et 1993 ; les parcelles R et S ont été installées en 1993.

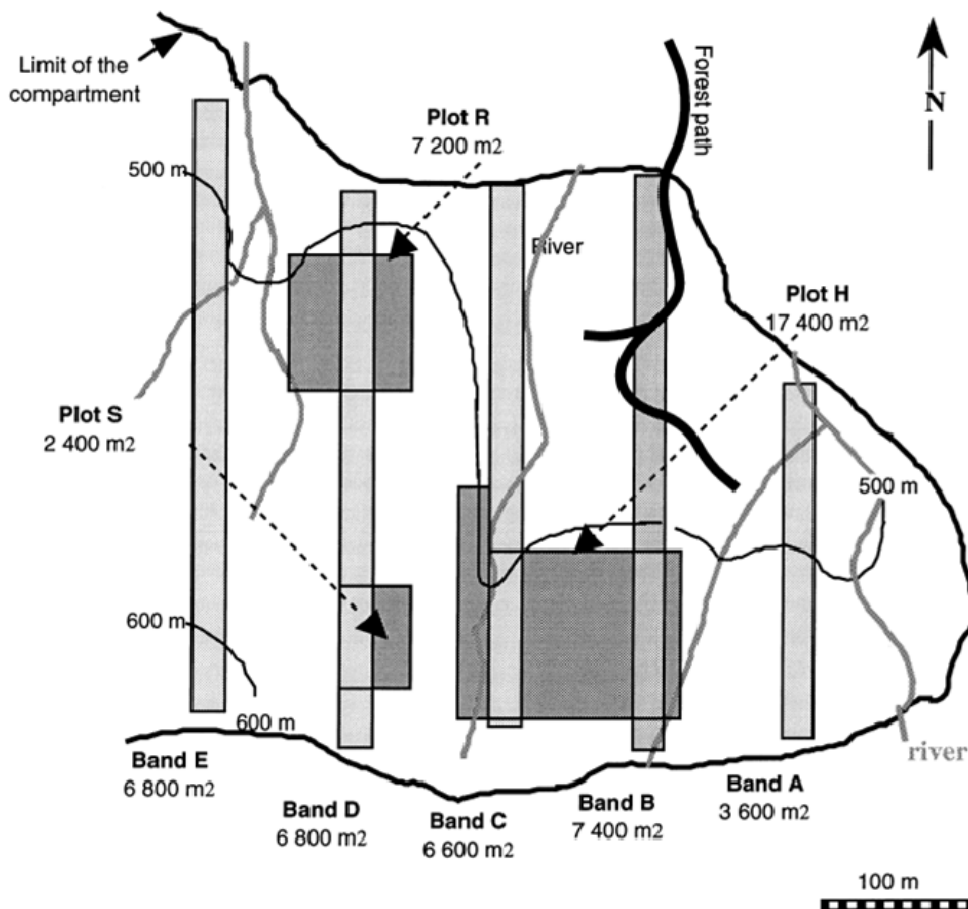


Figure 2-7. Carte schématique du dispositif d'étude permanent d'Uppangala (Pélissier 1995).

Le protocole d'inventaire est basé sur un système de quadrats de 10*10 m en projection horizontale (i.e. avec correction de l'effet de la pente en ajustant la longueur des côtés au moment de la délimitation des quadrats sur le terrain), à l'intérieur desquels tous les arbres de plus de 30 cm de circonférence (ou gbh pour girth at breast height) ont été numérotés, cartographiés, identifiés à l'espèce selon le référentiel taxonomique de l'herbier de l'Institut Français de Pondichéry (HIFP) et munis d'un dendromètre à vernier pour le suivi de la croissance. D'autres types de mesures dendrométriques ont été réalisées sur certaines placettes, concernant, notamment la mesure de la hauteur totale et des dimensions de houppier (diamètre et profondeur). Le détail des mesures réalisées et des méthodes utilisées sont présentés au fil des analyses dans les chapitres qui suivent. L'ensemble des données dendrométriques recueillies sur le dispositif depuis 1990 sont rassemblées dans une base de données mise à jour régulièrement et gérée par les techniciens de l'IFP (Figure 2-8).

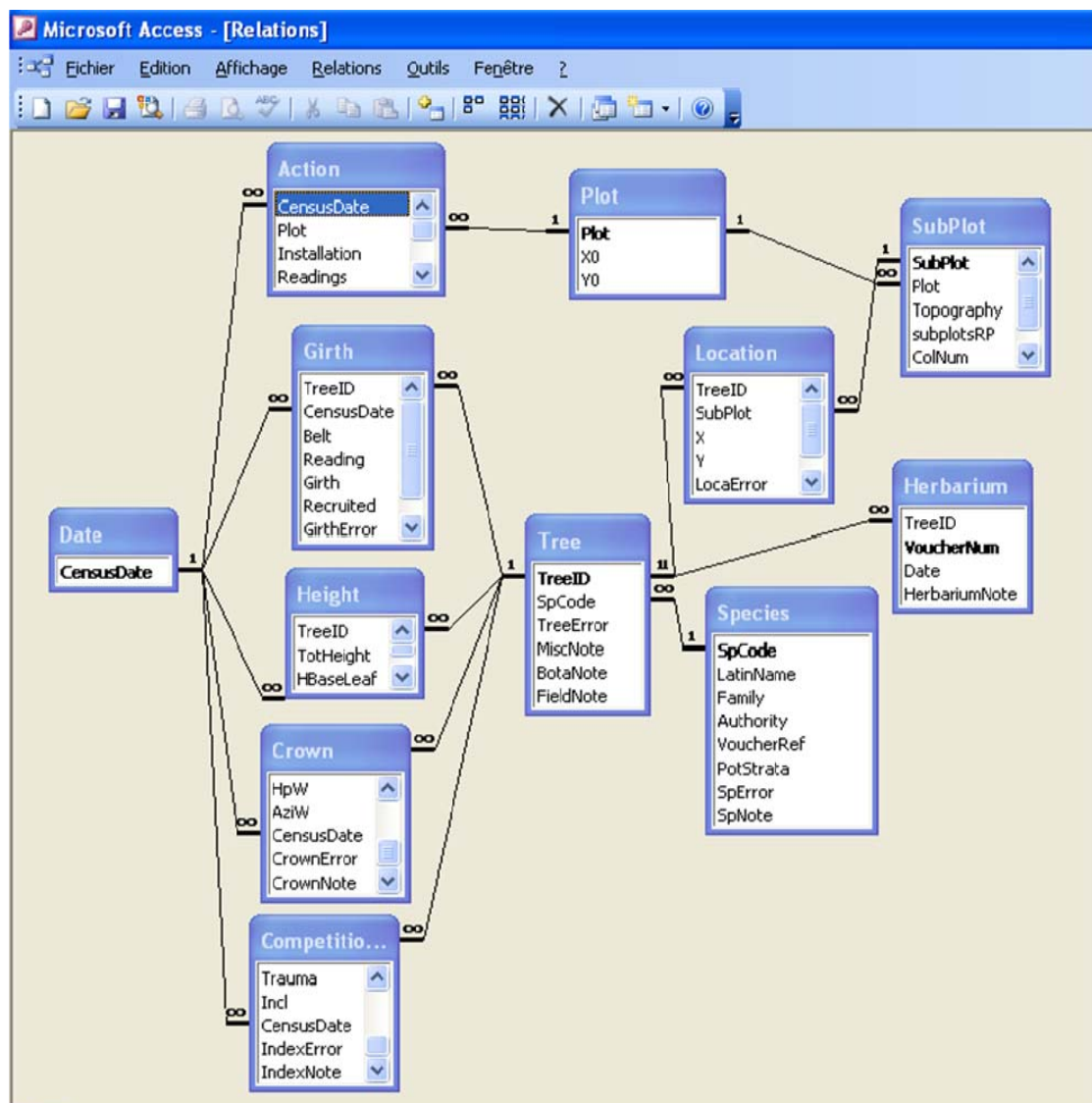


Figure 2-8. Schéma de la structure de la base de données du dispositif d'Uppangala.

A partir de la carte topographique réalisée d'après les pentes mesurées sur le terrain, une classification en unités de pente homogène (pente forte / pente faible) a été réalisée pour l'ensemble du dispositif. La catégorie pente forte correspond à des pentes supérieures à 30° et la catégorie pente faible à des pentes inférieures à 20°. Au final, 444 quadrats sont classés

dans ces deux catégories, ce qui représente une surface de 4,44 ha ; 0,58 ha restant non classés (dont les ravins, ruisseaux et les pentes entre 20 et 30° ; Figure 2-9).

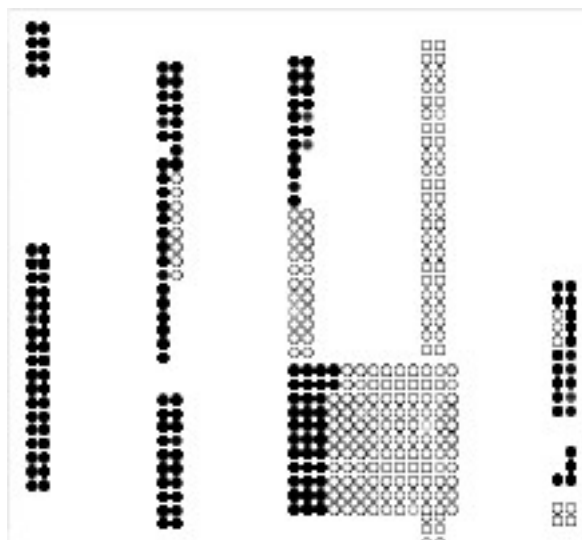


Figure 2-9. Classification des quadrats de 10*10 m en pente forte (supérieure à 30°, en noir) et pente faible (inférieure à 20°, en blanc). Une partie des quadrats n'a pas pu être classée dans une de ces deux catégories lors des travaux topographiques.

2.2.2. Données de suivis de la démographie et de la croissance des arbres

Depuis 1990, la station bénéficie d'un suivi annuel de la croissance diamétrique (radiale) et de la mortalité des arbres de plus de 30 cm de gbh, ainsi que du suivi du recrutement (nouveaux arbres ayant atteint le seuil de 30 cm de gbh) tous les quatre ans. Les inventaires réalisés sur les différentes parcelles du dispositif ne sont cependant pas homogènes concernant l'intervalle d'étude (Tableau 2-1).

Tableau 2-1. Années de mesures des différents paramètres de la dynamique forestière à Uppangala entre 1990-2008

Période inventaire	Parcelles	Effectif initial	Mesure circonférence	Relevé mortalité	Relevé Recrutement
03/1990 – 04/2008	A, B, C, D, E, H1	2606	annuelle ²	annuel ²	1994, 1998, 2002, 2007
04/1992 – 04/2008	H2	205	annuelle ²	annuel ²	1998, 2002, 2007
11/1993 – 04/2008	H3, R, S	568	annuelle ²	annuel ²	1998, 2002, 2007

² Aux variations des dates de mesure près (cf. § 2.2.2.1).

2.2.2.1. Protocole de suivi de la croissance des arbres

Le dispositif d'étude permanent a été installé en mars 1990 par l'IFP. Chaque arbre du dispositif est équipé lors de sa première mesure d'un dendromètre permanent (ou ruban dendrométrique), muni d'un ressort et d'un vernier (Figure 2-10).

Cet équipement permet une mesure de la circonférence du tronc avec une précision théorique de 0,02 mm ; ce qui est bien supérieur à la précision que l'on peut attendre de la plupart des dispositifs permanents installés en forêt naturelle tropicale pour lesquels le suivi de la croissance en circonférence est basé sur des remesures manuelles au mètre à ruban à un niveau de référence.



Figure 2-10. Arbre équipé d'un dendromètre à vernier.

Le dendromètre est positionné "à hauteur de poitrine" (breast height), i.e. à 1,30 m de haut sur le tronc, sauf cas particuliers (présence de contreforts, tronc déformé ou abîmé). Pour 68 arbres des bandes A à E non mesurés à 1,30 m, la hauteur exacte d'installation des dendromètres a été enregistrée (entre 1,40 et 2,10 m) ; cette information est manquante pour les parcelles H, R et S.

Entre mars 1990 et avril 2008, 3804 arbres du dispositif permanent d'Uppangala ont été numérotés, équipés de dendromètres (ce qui inclut la population initiale mentionnée au Tableau 2-1 et les arbres équipés par la suite au fur et à mesure de leur recrutement), identifiés à l'espèce et cartographiés. La première mesure disponible a été réalisée en mars 1990. Ensuite, jusqu'à l'année 1995 incluse, les arbres ont été mesurés deux fois par an : en fin de saison sèche (avril) et en fin de mousson (novembre). A partir de 1996, une seule mesure annuelle a été réalisée en fin de saison sèche (novembre 1996 à 1998, octobre 1999, décembre 2000-2001). Puis, à partir de 2003, une seule mesure annuelle a été réalisée en fin de mousson (avril). Il n'y a pas eu de mesure en 2002.

Les verniers des dendromètres sont marqués jusqu'à 15 cm. Lorsque cette limite est approchée, ou que le dendromètre est abîmé, il est remplacé au moment de l'inventaire annuel. Auquel cas, les mesures avant et après changement du dendromètre sont enregistrées. Certaines mesures de circonférence peuvent être manquantes (arbre inaccessible, dendromètre abîmé ou accidentellement arraché par la chute d'arbres voisins ou le passage d'éléphants dans les parcelles, etc.). Elles sont alors remplacées par un code d'erreur afin de ne pas considérer ces arbres comme morts dans les analyses.

Bien que ce soit la circonférence à 1,30 m de haut (gbh) qui soit mesurée sur le terrain, les résultats sont généralement présentés sur la base du diamètre à 1,30 m ($dbh = gbh/\pi$), pour des raisons d'homogénéité avec la littérature. La limite de dbh de l'inventaire est alors de 9,55, légèrement inférieure à la limite usuelle de 10 cm dbh. Pour les analyses, les arbres de moins de 10 cm de dbh n'ont pas été conservés, il sera donc fait référence dans les chapitres suivants à la limite de « 10 cm dbh » pour exprimer le seuil de mesures, de recrutement, etc.

2.2.2.2. Protocole de suivi de la mortalité et du recrutement

La mortalité est relevée en même temps que la circonférence, lors des inventaires annuels ou semestriels (cf. Tableau 2-1). Elle est spécifiée dans la base de données par un code particulier. Le type de mortalité est parfois précisé (chablis, mort sur pied, déraciné), mais l'irrégularité des commentaires ne permet pas de prendre en compte cette information pour des analyses liées au type de mortalité.

Tous les quatre ou cinq ans (soit en 1994, 1998, 2002 et 2007), une campagne de recrutement des arbres ayant atteint 30 cm de gbh depuis le dernier recrutement est réalisée (cf. Tableau 2-1). Les arbres recrutés sont numérotés, équipés de dendromètres, identifiés à l'espèce et cartographiés par rapport aux arbres inclus dans le dispositif de suivi. Ils sont dès lors inclus dans la base de données avec un code spécifique pour la première année de mesure.

2.2.3. Calculs et analyses

2.2.3.1. Variables de peuplement ; comparaison entre pente forte et pente faible

Afin de comparer les peuplements sur les deux types de pente, la densité, la surface terrière totale, le biovolume de tige et la surface totale de couronne sont estimés sur chaque carré de 10*10 m classés en pente forte/pente faible (des comparaisons sur des carrés de plus grande surface sont difficiles à mettre en œuvre étant donné la topographie heurtée et le découpage du dispositif en pente faible/forte).

Les variables de densité et de surface terrière correspondent aux définitions usuelles et concernent les arbres de plus 10 cm de dbh. Le biovolume de la tige est défini par (Vincent

and Harja 2005) :
$$biovolume = \exp \left[\ln \left(\frac{\pi}{3} \right) + 2 * \ln(dbh) + \ln(Ht) \right]$$

où dbh est le diamètre à hauteur de poitrine (1,30 m),
Ht est la hauteur totale de l'arbre.

La hauteur totale de l'arbre correspond à la hauteur du point le plus haut du houppier et la hauteur de la base du houppier à la hauteur de la première branche vivante.

Entre 1990 et 1997, la hauteur totale de l'arbre et la hauteur de la base du houppier ont été mesurées, par différents chercheurs, étudiants et par les techniciens de l'IFP, soit à l'aide d'une perche graduée (hauteurs inférieures à 15 m), soit par une approche trigonométrique (Blume-Leiss ou clinomètre et décamètre), soit par estimation à vue quand il était impossible de procéder autrement.

En 2007-2008, nous avons réalisé avec les techniciens de l'IFP les mesures avec un vertex laser (VL400 Haglöf). Ce dendromètre permet une mesure précise des distances horizontales grâce à un système émetteur-récepteur d'ultrasons ainsi que la mesure des angles grâce à un clinomètre électronique intégré. Le calcul géométrique des hauteurs de différents points à partir de ces mesures est instantané et donné directement sur l'écran de l'appareil.

Pour l'estimation de hauteur dominante, nous retenons la hauteur du plus gros arbre (au sens de la circonférence) par quadrat de 10*10 m, ce qui est conforme à la définition formelle de la moyenne des hauteurs des 100 plus gros arbres à l'hectare (Hummel 1953, Duplat and Tran-Ha 1997). Néanmoins, il est reconnu qu'une application littérale de la définition sur des surfaces de référence inférieures à l'hectare (ce qui est le cas ici) amène à une sous-estimation de la hauteur dominante à l'hectare. Les résultats de « hauteur dominante » qui seront obtenus ici ne doivent donc pas être considérés comme des grandeurs absolues, mais plutôt comme un

indice local pour des comparaisons à l'intérieur du dispositif, notamment entre les deux situations de pente.

Les surfaces de couronne sont calculées à partir des mesures de diamètre et de profondeur du houppier. Le houppier est considéré comme un demi-ellipsoïde (Vincent and Harja 2005). La surface de couronne est alors estimée à partir de la formule suivante :

soient P la profondeur du houppier, R le rayon moyen du houppier et S la surface du houppier,

$$\text{si } P > R, \quad S = \Pi * R * (R + P * \text{Arc sin}(e) / e)$$

$$\text{avec } e = \frac{\sqrt{P^2 - R^2}}{P}$$

$$\text{si } R \leq P, \quad S = \Pi * R * (R + P * \text{Arc sinh}(R * e / P) / (R * e / P))$$

$$\text{avec } e = \frac{\sqrt{R^2 - P^2}}{R}$$

La surface totale de couronne sur une parcelle correspond à la somme des surfaces de couronne des individus situés dans la parcelle considérée.

Pour l'estimation de la somme des surfaces de couronne, 5 carrés de 10*10 m situés sur pente forte et pour lesquels aucune mesure de couronne n'est disponible sont retirés. La surface de couronne de 20 arbres présentant des données manquantes ou des valeurs aberrantes est extrapolée à partir de la relation linéaire moyenne dbh – surface de couronne établie sur 1629 mesures valides.

Les surfaces de référence disponibles pour le calcul des différentes variables sont :

- densité : ensemble du dispositif, mesure annuelle de 1993 à 2008 (1990 à 2008 pour les bandes A à E) ;
- surface terrière : ensemble du dispositif, mesure annuelle de 1993 à 2008 (1990 à 2008 pour les bandes A à E) ;
- biovolume de tige : parcelles H (sauf quadrats Hd11 à Hj11), R et S en 1993 ;
- hauteur dominante : parcelles H (sauf carrés Hd11 à Hj11), R et S en 1993 ;
- surface de couronne : parcelles H (sauf carrés Hd11 à Hj11 et Hk10, Hk11, Hl01, Hl10 et Hl11), R et S en 1993.

Les individus notés Hl et Hm (situés sur les raccords non concordants de la parcelle H et de la bande C) ne sont pas pris en compte pour les analyses suivantes.

2.2.3.2. Comparaison du peuplement et des sous-populations des principales espèces sur pente forte et sur pente faible

Les variables de peuplement précédentes sont également estimées pour les quatre espèces principales, *Dipterocarpus indicus*, *Vateria indica*, *Myristica dactyloides* et *Humboldtia brunonis*. Les différents échantillons obtenus sur pente forte et sur pente faible sont ensuite comparés à l'aide d'un test non paramétrique de Wilcoxon (1943).

Plusieurs dates ont été choisies pour comparer la densité et la surface terrière du peuplement sur pente faible et pente forte : 1993, qui correspond à la date de mesure des hauteurs et dimensions de couronne ; 1994, année durant laquelle le recrutement a été effectué (le recrutement est effectué tous les 4 ans, donc en 1993 il manque une partie des individus) ; et 2007 qui comprend aussi les individus recrutés durant la dernière période.

La densité, la surface terrière, le biovolume de la tige et la surface de couronne des quatre espèces principales sont comparées sur pente forte et pente faible à partir des données de 1993 sur les parcelles H, R et S. La densité et la surface terrière sont également comparées à l'échelle du dispositif entier et sur les bandes A à E afin de tester la représentativité des parcelles H, R et S.

2.2.3.3. Analyse des suivis de croissance, relation avec le climat

2.2.3.3.1. Calcul des accroissements annuels

Le dbh (diameter at breast height, diamètre à 1,30m) est calculé à partir de la circonférence. Les mesures n'étant pas réalisées exactement à la même date chaque année, elles sont rapportées à une croissance annuelle. Les mesures utilisées sont celles de novembre pour 1990 à 1998, d'octobre en 1999, de décembre en 2000 et 2001 puis d'avril à partir de 2003 (il n'y a pas eu de mesure en 2002). La durée écoulée entre deux mesures varie donc de 11 mois (novembre 1998 à octobre 1999) à 16 mois (décembre 2001 à avril 2003). Les arbres étudiés ont été équipés de dendromètres en mars 1990, soit huit mois avant la première mesure utilisée. On suppose donc que l'effet de « mise en tension » du dendromètre qui peut conduire à sous-estimer le premier accroissement est résorbé pour les données qu'on utilise (Keeland and Sharitz 1993).

Pour chaque individu et chaque année de suivi, l'accroissement est calculé de la manière suivante :

$$\Delta dbh = [(dbh_{\text{final}} - dbh_{\text{initial}}) / \text{nombre de mois}] * 12$$

avec Δdbh , dbh_{final} et dbh_{initial} en cm, calculés à partir des valeurs homologues de gbh effectivement mesurées.

Il existe des variations saisonnières significatives de la croissance diamétrique (Pélissier and Pascal 2000). De plus, lors de la saison sèche, le tronc peut présenter une rétractation du bois plus ou moins importante selon l'intensité de la sécheresse. Le passage des mesures de la fin de la mousson à la fin de la saison sèche a donc sûrement des conséquences sur les observations. De plus, il n'y a pas eu de mesure en 2002, l'année même du passage de la période de mesure du début de la saison sèche (novembre) à la fin de la saison sèche (avril). On obtient donc 17 accroissements pour la période d'observation alors qu'il y a eu 18 années de suivi.

Dans le cas d'un changement de dendromètre l'année n avec mesure de la circonférence avant et après changement, l'accroissement est calculé à partir de la mesure avant changement pour l'année n et avec la mesure après changement pour l'année $n+1$.

Des accroissements négatifs peuvent être obtenus pour plusieurs raisons : perte d'écorce pour les espèces desquamant, rétrécissement de l'écorce dû à la sécheresse, erreur de mesure. Dans le cas d'un accroissement négatif, si celui-ci est compris entre 0 et -2 mm (limite acceptable d'après Sheil 1995), il est remplacé par 0. S'il est inférieur à -2 mm, il est :

- soit remplacé par 0 si c'est le dernier accroissement de la série ou si la suite de la série est concordante avec la mesure « aberrante »,
- soit recalculé avec un dbh final égal à la moyenne des deux dbh qui l'encadrent si la suite de la série n'est pas concordante avec la mesure aberrante,

- ou bien l'enregistrement est supprimé si l'arbre est mort l'année suivante ou si la mesure aberrante correspond à un changement de dendromètre sans mesure avant changement.

2.2.3.3.2. *Tendance générale de la croissance*

Un accroissement moyen annuel du peuplement est ensuite calculé à partir des accroissements individuels pour l'ensemble des individus suivis et par espèces principales. Une régression est effectuée sur ces séries d'accroissements moyens afin d'étudier la tendance générale de l'évolution de la croissance de 1990 à 2008.

2.2.3.3.3. *Relations entre croissance et pluviométrie*

Les données de précipitations totales annuelles ne montrent pas une tendance particulièrement marquée (Figure 2-4). Si ce n'est pour la série des précipitations moyennes observées pour le Dakshina Kannada, il n'y a pas de tendance très perceptible, notamment si on considère les valeurs relevées à Uppangala village, au pied du dispositif (série commençant en 1993). En dehors du Dakshina Kannada, les autres séries sont plutôt marquées par des années particulières : les plus fortes pluies sont observées en 1994, les plus faibles en 2002, année pour laquelle la campagne d'inventaire annuel n'a malheureusement pas eu lieu.

Nous avons vu que, depuis 1990, le mois de l'année pour lequel les inventaires ont été réalisés a changé plusieurs fois, ce qui complique la mise en relation des accroissements observés avec la série des précipitations totales annuelles. La mise en relation ayant le plus de sens en terme écologique est celle qui permet d'inclure la saison des pluies d'une année n dans l'intervalle entre deux campagnes d'inventaire (Tableau 2-2).

Tableau 2-2. Mise en relation des intervalles de mesure d'accroissement et des précipitations annuelles.

Mesure de l'accroissement		Année de référence pour les précipitations
Date initiale	Date finale	
Novembre 1990	Novembre 1991	1991
Novembre 1991	Novembre 1992	1992
Novembre 1992	Novembre 1993	1993
Novembre 1993	Novembre 1994	1994
Novembre 1994	Novembre 1995	1995
Novembre 1995	Novembre 1996	1996
Novembre 1996	Novembre 1997	1997
Novembre 1997	Novembre 1998	1998
Novembre 1998	Octobre 1999	1999
Octobre 1999	Décembre 2000	2000
Décembre 2000	Décembre 2001	2001
Décembre 2001	Avril 2003	2002
Avril 2003	Avril 2004	2003
Avril 2004	Avril 2005	2004
Avril 2005	Avril 2006	2005
Avril 2006	Avril 2007	2006
Avril 2007	Avril 2008	2007

Le côté intuitif de cette mise en relation est plus fort pour les dernières années de la série (après 2002) puisque la saison des pluies de référence (environ de mai-juin à octobre) s'y place dans la première partie de l'intervalle de mesure annuel (qui va d'avril à avril), et il paraît alors raisonnable de faire l'hypothèse que les caractéristiques de la mousson considérée sont susceptibles de peser fortement sur la croissance mesurée. Le choix fait dans le tableau précédent est moins évident pour la première partie de la série, lorsque l'accroissement est

estimé de novembre à novembre, période pour laquelle on peut penser que la saison des pluies de l'année $n-1$ pourrait aussi avoir une influence forte. Aussi, si l'analyse principale des relations entre croissance et précipitations a été basée sur la logique du tableau précédent, il est utile de la compléter par une analyse prenant en compte les pluies de l'année précédente, ce qui est d'ailleurs souvent fait dans les analyses des relations croissance – climat (Bullock 1997), indépendamment du contexte.

L'analyse des relations entre accroissement et précipitations est basée dans un premier temps sur la mise en relation présentée dans le tableau ci-dessus. Nous considérons d'un côté les deux séries prédites pour Uppangala à partir des séries du Dakshina Kannada et de Subrahmanya, et, de l'autre, les valeurs moyennes d'accroissement en circonférence de tous les arbres qui ont pu être suivis entre novembre 1990 et avril 2008. Les variables d'accroissement utilisées couvrent l'ensemble du peuplement et les quatre espèces principales.

Les corrélations entre ces variables et avec les deux séries de précipitations sont synthétisées au travers d'une analyse en composantes principales (ACP). Dans un deuxième temps, et à titre de comparaison, une variable pluviométrique intégrant aussi les précipitations de l'année précédente (série prédite à partir de Subrahmanya) est prise en compte dans une deuxième ACP.

2.2.3.4. Calcul des taux de mortalité et de recrutement

On définit N_i l'effectif initial du peuplement, N_s et N_r respectivement le nombre de survivants et le nombre de recrutés après une période d'observation t et $N_f = N_s + N_r$ le nombre total d'individus observés à la fin de la période t . On pose aussi $N_m = N_i - N_s$ le nombre de morts durant la période t .

Sous l'hypothèse que les processus de mortalité et recrutement sont continus et constants sur la période d'observation, les taux de mortalité, λ , et de recrutement, μ , sont dérivés du modèle exponentiel (Phillips et al. 1994, Condit et al. 1995, Sheil 1995) tels que :

$$\lambda = \frac{\ln[N_o / N_s]}{t} \quad \text{et} \quad \mu = \frac{\ln[N_f / N_s]}{t}.$$

Les taux de mortalité et de recrutement ont été estimés pour l'ensemble du peuplement et par espèces pour la totalité de la période d'observation (1990-2007), ainsi que par tranches concordantes avec les dates d'inventaire du recrutement (1990-1994, 1994-1997, 1997-2001, 2001-2007). Pour les estimations par tranches, les recrutés sont ajoutés à l'effectif initial, même s'ils sont mort avant 2007.

Un intervalle de confiance à 95% de ces estimations est donné à partir du nombre de survivants, $N_s(\text{sup})$ et $N_s(\text{inf})$, prédit aux limites de l'intervalle à partir d'une distribution beta (Condit et al. 2006) tels que :

$$\begin{aligned} \lambda_{\text{sup}} &= \frac{\ln[N_o / N_{s_{\text{sup}}}] }{t} & \text{et} & \quad \lambda_{\text{inf}} = \frac{\ln[N_o / N_{s_{\text{inf}}}] }{t} \\ \mu_{\text{sup}} &= \frac{\ln[N_f / N_{s_{\text{sup}}}] }{t} & \text{et} & \quad \mu_{\text{inf}} = \frac{\ln[N_f / N_{s_{\text{inf}}}] }{t}. \end{aligned}$$

L'ensemble de ces analyses sont réalisées à l'aide du package CTFS pour R développé par Pamela Hall.

Cependant, l'estimation de ces taux, de mortalité notamment, est biaisée pour des populations de faible effectif. Nous avons donc utilisé en complément, pour les espèces de $N_i < 25$, l'approche de Condit et al. (2006) basée sur un modèle hiérarchique bayésien utilisant la distribution log-normale comme distribution a priori des taux de mortalité des espèces bien échantillonnées pour estimer, par un processus de Gibbs (« Gibbs sampler »), les taux de mortalités des espèces rares.

2.2.3.5. Évolution de la surface terrière

La surface terrière à différentes dates et le taux d'accroissement annuel sont estimés à l'aide du package *CTFS*. Ces estimations sont réalisées pour l'ensemble des bandes A-E (3,12 ha) et la parcelle H1 (1,1 ha dont 0,12 ha en commun avec la bande B), ce qui correspond à une surface totale de 4 ha.

Le changement de surface terrière prend en compte l'accroissement des arbres pré-comptables toujours vivants, l'addition de la surface terrière des arbres recrutés (c'est-à-dire ayant atteint 10 cm de dbh) et la soustraction de celle des arbres morts.

2.3. Résultats

2.3.1. Variables de peuplement ; comparaison entre pente forte et pente faible

Suivant les parcelles et les années de mesure considérées, la densité du peuplement varie de 630 à 709 tiges par hectare sur le dispositif d'Uppangala (Tableau 2-3). La surface terrière varie quant à elle de 40,9 à 50,6 m² par hectare. Bien que la densité et la surface terrière soit toujours légèrement inférieure sur pente forte, il n'y a pas de différence significative ($P > 0,05$) de densité et de surface terrière entre les deux types de pente ; que ce soit sur l'ensemble du dispositif, sur les bandes A à E ou sur les parcelles H, R et S.

Tableau 2-3. Comparaisons pour différentes variables de peuplement entre pente faible et pente forte à l'aide d'un test de Wilcoxon (statistique W) sur des quadrats de 10*10 m.

Variable comparée	Données utilisées	Nombre de carrés		Moyenne		W
		Pente faible	Pente forte	Pente faible	Pente forte	
Densité (N / ha)	1993 tous	225	219	671	656	25580
	1994 tous	225	219	701	686	25560,5
	2007 tous	225	219	692	642	27363,5 *
	2007 HRS	144	106	709	682	8163
	2007 A-E	111	155	632	630	8625
Surface terrière (m ² / ha)	1993 tous	225	219	45.8	40,9	27214
	1994 tous	225	219	45.9	41,5	27064
	2007 tous	225	219	48.8	42,3	27531 *
	2007 HRS	144	106	50.6	44,6	8308
	2007 A-E	111	155	44.8	43,0	9158,5
Biovolume de tige (m ³ / ha)	1993 HRS	138	105	2120	1415	8742 **
Hauteur dominante (m)	1993 HRS	136	104	35.2	26.2	10994,5 ***
Surface couronne (m ² / ha)	1993 HRS	138	100	92443	86650	7476

* $P \leq 0,05$; ** $P \leq 0,01$; *** $P \leq 0,001$

Le biovolume de tige par hectare et la hauteur dominante sont significativement plus élevés sur pente faible sur les plots H, R et S en 1993 ($P \leq 0,01$; cf. Tableau 2-3). Cette différence paraît explicable avant tout par des différences significatives entre hauteurs totales dans ces deux situations comme le montre l'analyse visuelle des deux nuages de points sur la Figure 2-11 (A noter que cette différence n'est apparente qu'à partir de diamètres supérieurs à 40-50 cm.). Il n'y a pas de différence significative ($P > 0,05$) entre les deux types de pente pour la surface totale de couronne par hectare sur les plots H, R et S en 1993.

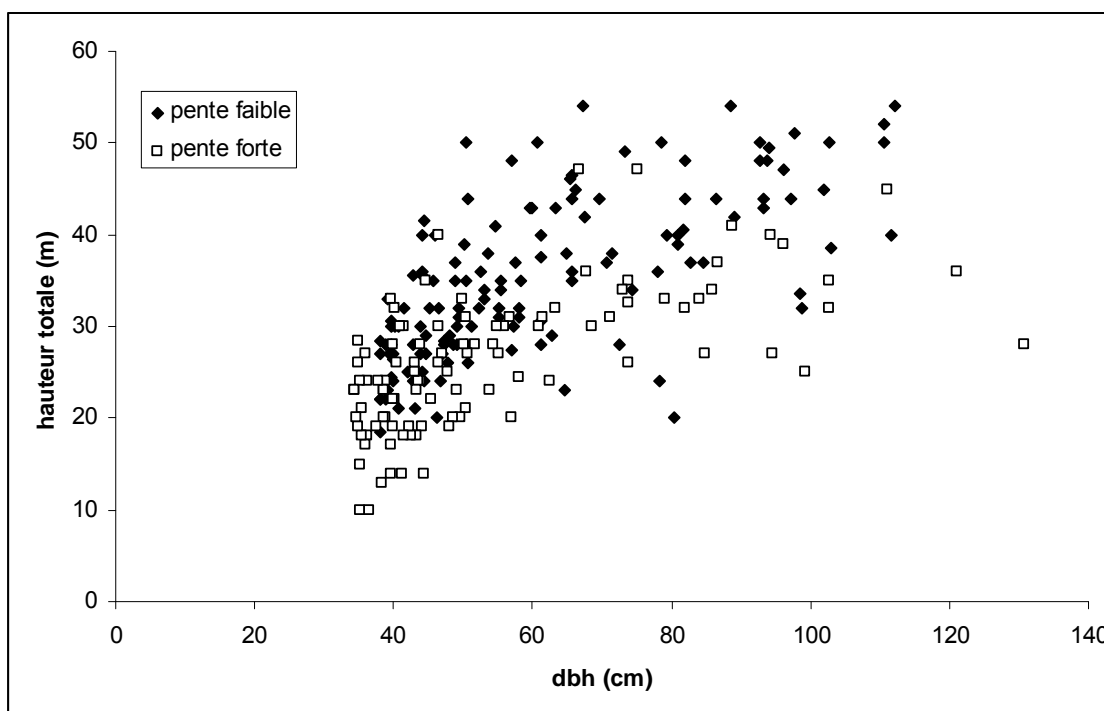


Figure 2-11. Hauteur totale en fonction du dbh pour les 136 plus gros individus sur pente faible et les 104 plus gros individus sur pente forte.

2.3.2. Comparaison du peuplement et des sous-populations des principales espèces sur pente forte et sur pente faible

Seul *H. brunonis* ne présente pas de différence significative ($P > 0,05$) entre pente forte et pente faible pour l'ensemble des variables considérées et quelle que soit la date de référence de la comparaison (Tableau 2-4, Tableau 2-5 et Tableau 2-6).

D. indicus présente une densité, une surface terrière, un biovolume de tige et une somme des surfaces de couronne significativement différents ($P \leq 0,01$) selon la pente et supérieurs sur pente faible pour les parcelles H, R et S en 1993 (Tableau 2-4) ; cependant, les différences de densité et de surface terrière ne sont pas significatives à l'échelle du dispositif et sur les bandes A-E ($P > 0,05$; cf. Tableau 2-5 et Tableau 2-6).

V. indica présente une densité significativement différente selon la pente ($P \leq 0,01$) et plus élevée sur pente faible sur les parcelles H, R et S ainsi que sur l'ensemble de dispositif et sur les bandes A-E (Tableau 2-4, Tableau 2-5 et Tableau 2-6). La surface terrière est significativement différente ($P \leq 0,01$) selon la pente à l'échelle du dispositif, plus élevée sur pente faible, alors qu'aucune différence n'apparaît significative ($P > 0,05$) pour les parcelles H, R et S ni sur les bandes A à E. Les différences de biovolume de tige total et somme des surfaces de couronne ne sont pas significatives ($P > 0,05$).

Au contraire, *M. dactyloides* présente une densité, une surface terrière, un biovolume de tige total et une somme des surfaces de couronne significativement différents selon la pente ($P \leq 0,01$) et supérieurs sur pente forte pour les parcelles H, R et S (Tableau 2-4). On observe encore cette tendance à l'échelle du dispositif et sur les bandes A-E mais la différence n'est plus significative ($P > 0,05$; cf. Tableau 2-5 et Tableau 2-6).

D'après les différences observées entre les différents regroupements de parcelles, les parcelles H, R et S ne semblent pas totalement représentative de l'ensemble du dispositif.

Tableau 2-4. Comparaison de la densité (D), de la surface terrière (ST), du biovolume de tige (BV) et de la surface de couronne (CS) des quatre espèces principales sur pente faible et sur pente forte à l'aide d'un test de Wilcoxon (statistique W) sur les parcelles H, R et S en 1993. Les comparaisons sont effectuées sur la base de quadrats de 10*10 m, répartis en pente faible (138 quadrats) et pente forte (105 quadrats pour D, ST et BV ; 100 quadrats pour CS).

espèce	quadrats occupés	D (n /ha)		ST (m ² / ha)		BV tige (m ³ / ha)		CS (m ² / ha)	
		Pente faible	Pente forte	Pente faible	Pente forte	Pente faible	Pente forte	Pente faible	Pente forte
<i>Dipterocarpus indicus</i>	23%	34,1 W=8557,5**	13,3	13,5 W=8619,5***	4,2	815,8 W=8639,5***	216,9	14635 W=8244,5***	4138
<i>Vateria indica</i>	66%	147,8 W=8748,5**	105,7	12,4 W=8165,5	12,0	506,1 W=8353,5*	433,9	20082 W=7835	17149
<i>Myristica dactyloides</i>	52%	65,2 W=5465***	105,7	3,4 W=5389***	5,6	96,1 W=5660**	124,9	8710 W=5368**	13190
<i>Humboldtia brunonis</i>	57%	96,4 W=7439	88,6	1,1 W=7423,5	1,0	15,3 W=7774	11,7	5333 W=6877	5997

* $P \leq 0,05$; ** $P \leq 0,01$; *** $P \leq 0,001$

Tableau 2-5. Comparaison de la densité (D) et de la surface terrière (ST) des quatre espèces principales sur pente faible et sur pente forte à l'aide d'un test de Wilcoxon (statistique W) sur l'ensemble du dispositif en 2007. Les comparaisons sont effectuées sur la base de quadrats de 10*10 m, répartis en pente faible (225 quadrats) et pente forte (219 quadrats).

espèce	quadrats occupés	D (n /ha)		ST (m ² / ha)	
		Pente faible	Pente forte	Pente faible	Pente forte
<i>Dipterocarpus indicus</i>	24%	29,3 W=25755	23,3	10,2 W=26077,5	5,4
<i>Vateria indica</i>	64%	142,7 W=29888,5***	95,0	14,2 W=28086,5**	13,2
<i>Myristica dactyloides</i>	50%	70,7 W=22227,5	84,5	4,0 W=22104,5*	4,7
<i>Humboldtia brunonis</i>	59%	110,2 W=25943,5	93,2	1,3 W=25518,5	1,1

* $P \leq 0,05$; ** $P \leq 0,01$; *** $P \leq 0,001$

Tableau 2-6. Comparaison de la densité (D) et de la surface terrière (ST) des quatre espèces principales sur pente faible et sur pente forte à l'aide d'un test de Wilcoxon (statistique W) sur les bandes A à E en 2007. Les comparaisons sont effectuées sur la base de quadrats de 10*10 m, répartis en pente faible (111 quadrats) et pente forte (155 quadrats).

espèce	quadrats occupés	D (n /ha)		ST (m ² / ha)	
		Pente faible	Pente forte	Pente faible	Pente forte
<i>Dipterocarpus indicus</i>	23%	22,5 W=8225	27,1	6,2 W=8266	5,4
<i>Vateria indica</i>	60%	124,3 W=10132**	91,0	13,6 W=9610,5	13,2
<i>Myristica dactyloides</i>	49%	70,3 W=7664,5	87,1	4,5 W=7778	4,9
<i>Humboldtia brunonis</i>	58%	109,0 W=8620	94,8	1,2 W=8408,5	1,2

* $P \leq 0,05$; ** $P \leq 0,01$; *** $P \leq 0,001$

Des résultats similaires sont obtenus en travaillant sur la fréquence relative et la contribution à la surface terrière totale des quatre espèces principales étudiées (Tableau 2-7).

Tableau 2-7. Comparaison de la fréquence relative et de la contribution à la surface terrière totale (ST) de chacune des quatre espèces principales sur pente faible et sur pente forte à l'aide d'un test de Wilcoxon (statistique W) sur l'ensemble du dispositif en 2007. Les comparaisons sont effectuées sur la base de quadrats de 10*10 m, répartis en pente faible (225 quadrats) et pente forte (219 quadrats).

espèce	Fréquence relative		Contribution ST	
	Pente faible	Pente forte	Pente faible	Pente forte
<i>Dipterocarpus indicus</i>	4,04% W=25635,5	3,4%	11,7% W=26087	6,7%
<i>Vateria indica</i>	20,3% W=28164***	14,3%	26,5% W=28164**	22,0%
<i>Myristica dactyloides</i>	11,1% W=21817,5*	13,6%	11,5% W=21388*	15,9%
<i>Humboldtia brunonis</i>	16,1% W=25838,5	14,1%	5,9% W=25403	4,6%

* $P \leq 0,05$; ** $P \leq 0,01$; *** $P \leq 0,001$

2.3.3. Croissance

2.3.3.1. Variations interannuelles de la croissance moyenne du peuplement, relation avec la pluviométrie

2.3.3.1.1. Tendence générale de la croissance diamétrique

La série représentant la moyenne des accroissements annuels sur le dispositif d'étude permanent d'Uppangala présente une tendance linéaire négative significative ($P \leq 0,001$) qui se traduit par un accroissement moyen divisé par deux en 18 ans (Figure 2-12). La moyenne des accroissements sur toute la période de suivi, toutes espèces confondues, est de 0,16 cm/an.

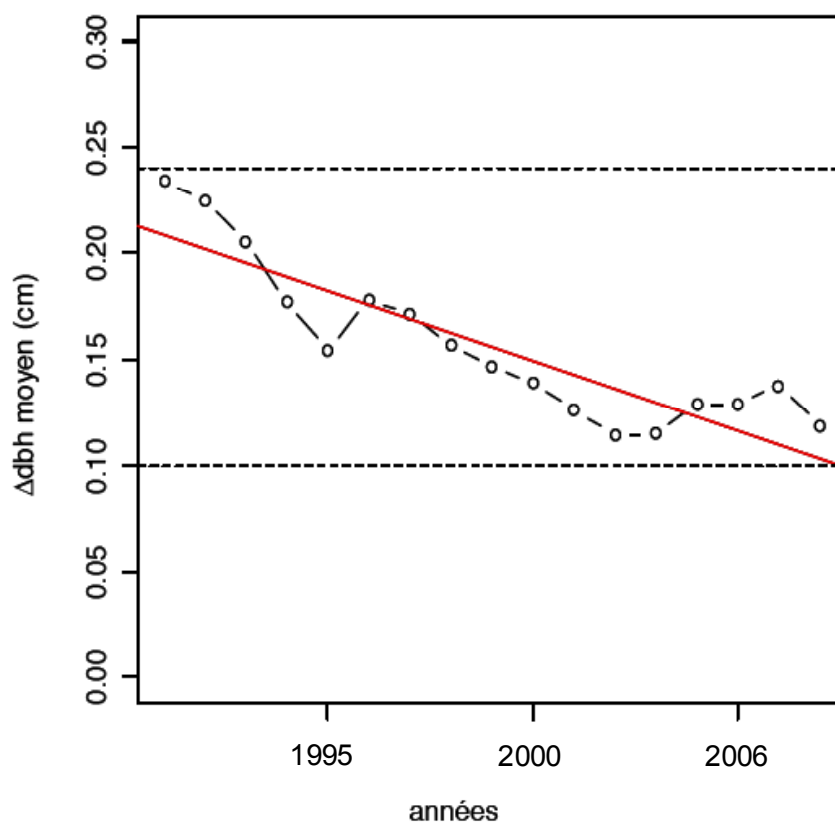


Figure 2-12. Évolution de la moyenne de l'accroissement annuel entre 1990 et 2008 sur 2100 individus appartenant à 89 espèces et régression linéaire effectuée sur la série des moyennes

Sur la Figure 2-12, les six derniers points correspondent à des mesures effectuées en fin de saison sèche. Le faible accroissement observé peut donc être dû, au moins en partie, à la rétraction de l'écorce du tronc sous l'effet de la sécheresse. Cependant, cet effet serait surtout sensible si on considérait une mesure en fin de mousson et la suivante en fin de saison sèche. D'autre part, cette période correspond à des accroissements plutôt stables, la diminution de l'accroissement moyen étant observé surtout entre 1991 et 2001 ; période durant laquelle toutes les mesures ont été effectuées en fin de mousson.

Les séries moyennes des accroissements annuels des espèces principales présentent une tendance linéaire négative significative ($P \leq 0,001$), excepté pour *D. indicus* (Figure 2-13). La diminution de la croissance est particulièrement marquée chez les deux espèces de sous-canopée *M. dactyloides* et *K. attenuata* ; deux espèces proches taxonomiquement et qui montrent un comportement similaire du point de vue de l'évolution de la croissance sur 18 ans.

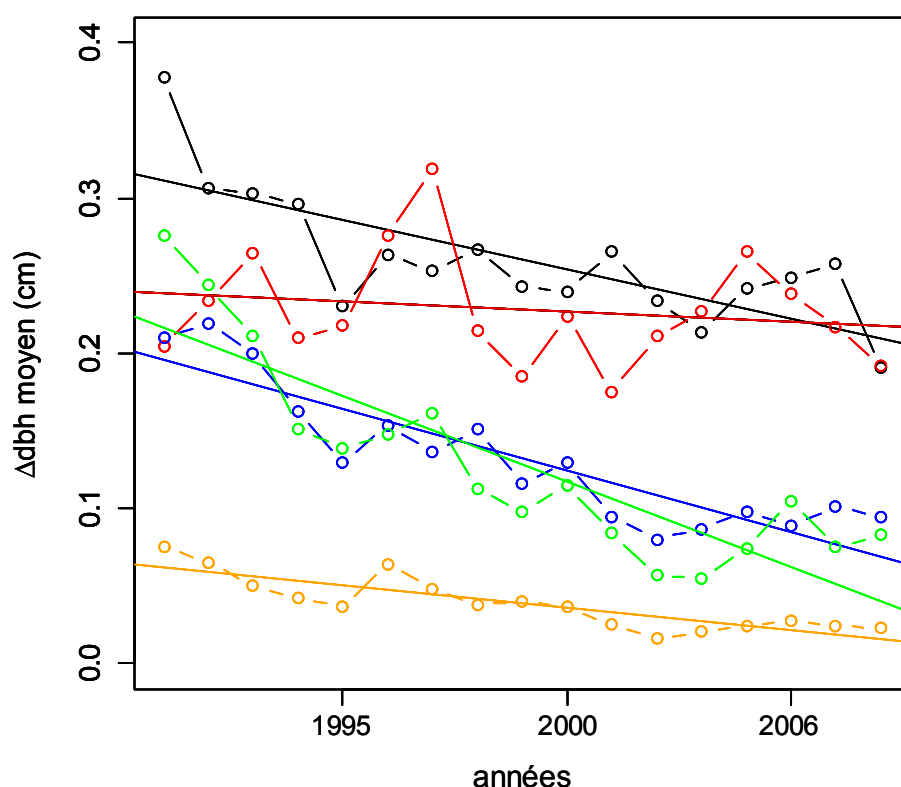


Figure 2-13. Evolution de la moyenne de l'accroissement annuel entre 1990 et 2008 pour *Dipterocarpus indicus* (en rouge), *Vateria indica* (en noir), *Myristica dactyloides* (en bleu), *Knema attenuata* (en vert) et *Humboldtia brunonis* (en orange) et régressions linéaires effectuées sur la série des moyennes

Les accroissements moyens sur l'ensemble de la période de suivi sont de 0,23 cm/an pour *D. indicus* ; 0,26 cm/an pour *V. indica* ; 0,13 cm/an pour *M. dactyloides* et *K. attenuata* et 0,039 cm/an pour *H. brunonis*.

2.3.3.1.2. Relation entre croissance et pluviométrie

Cette chute de croissance n'apparaît pas liée à une décroissance de la pluviométrie moyenne annuelle, puisque la série pluviométrique reconstituée à partir des mesures effectuées à Uppangala (1993-2008) et des prédictions faites à partir des données de Subrahmanya (1990-1993) ne montre pas de pente significative ($P > 0,8$).

L'ACP réalisée sur le tableau des accroissements et des séries pluviométriques prédites pour Uppangala montre les fortes corrélations observées entre les accroissements moyens annuels de trois des principales espèces ($r > 0,8$) et avec l'accroissement de l'ensemble des arbres, les variables correspondantes étant toutes étroitement liées au premier axe (Figure 2-14). Seul *Dipterocarpus indicus* apparaît peu lié à la tendance générale et mal représenté dans le premier plan de l'ACP. De leur côté, les deux séries pluviométriques sont aussi fortement corrélées entre elles ($r = 0,77$) et liées au second axe, sans relation très forte avec les variables d'accroissement : r est toujours inférieur à 0,29 pour la série prédite à partir de Subrahmanya, mais atteint néanmoins 0,45 entre celle prédite à partir de Dakshina Kannada et l'accroissement toutes espèces confondues. Les deux gradients d'accroissement et de précipitations apparaissent cependant à peu près orthogonaux (Figure 2-14), et mettent en évidence des groupes d'années relativement différents. A noter cependant que les années 2001 à 2004, parmi les plus sèches, sont aussi celles qui se signalent par les croissances les plus faibles. A l'inverse, les années les plus humides (1994, 1997) ne donnent que des valeurs d'accroissement très moyennes, et les années à plus forte croissance moyenne (1991 à 1993) ne sont pas parmi les plus arrosées.

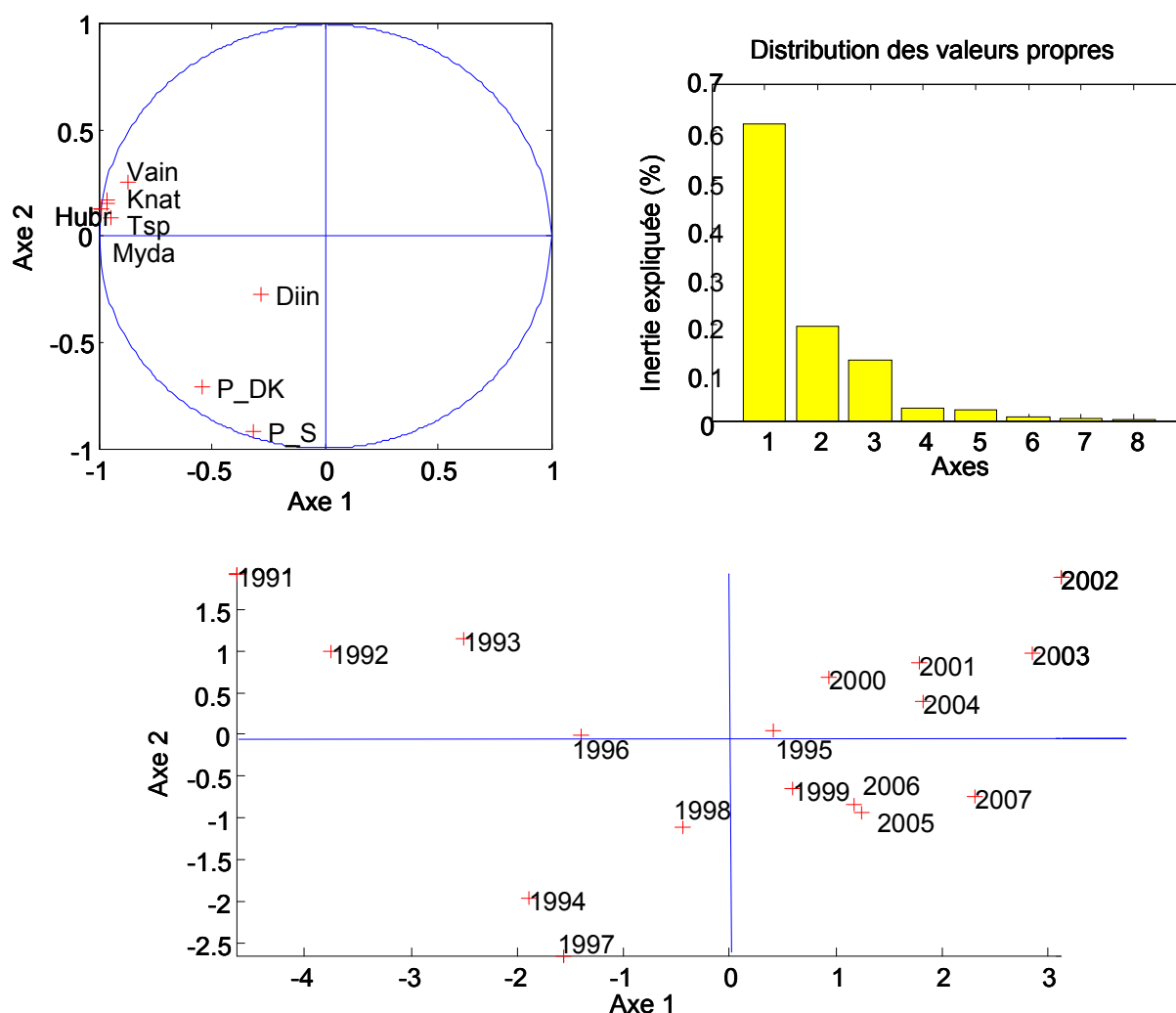


Figure 2-14. Résultats de l'ACP réalisée sur le tableau des accroissements des espèces principales et des séries pluviométriques (1991-2007) prédites pour Uppangala à partir des séries du Dakshina Kannada (P_DK) et de Subrahmanya (P_S) pour l'ensemble des espèces (Tsp), *Dipterocarpus indicus* (Diin), *Vateria indica* (Vain), *Myristica dactyloides* (Myda), *Knema attenuata* (Knat) et *Humboldtia brunonis* (Hubr).

Une deuxième ACP a été réalisée en prenant en compte les valeurs pluviométriques de l'année précédente (prédites à partir de Subrahmanya), ce qui implique de ne plus considérer la période de mesure 1990-1991. Les résultats (non présentés) ne changent pas qualitativement. La nouvelle variable pluviométrique est corrélée avec l'axe 2, du fait d'un coefficient d'autocorrélation d'ordre 1 de 0,4 pour la série prédite à partir de Subrahmanya.

2.3.3.2. Variations saisonnières de la croissance des espèces principales entre 1990 et 1995

Ces résultats concernent la première partie de la période d'observation durant laquelle les arbres ont été mesurés deux fois par an : au début de la mousson (avril) et au début de la saison sèche (novembre).

V. indica, *M. dactyloides* et *K. attenuata* présentent une saisonnalité marquée avec une croissance réalisée surtout en période de mousson (Figure 2-15). La saisonnalité de la croissance est moins marquée mais quand même présente pour *H. brunonis* et elle est très faible pour *D. indicus*. Cette espèce présente également des variations interannuelles peu corrélées avec celles des autres espèces et avec les variations de pluviométrie (cf. § 2.3.3.1.1).

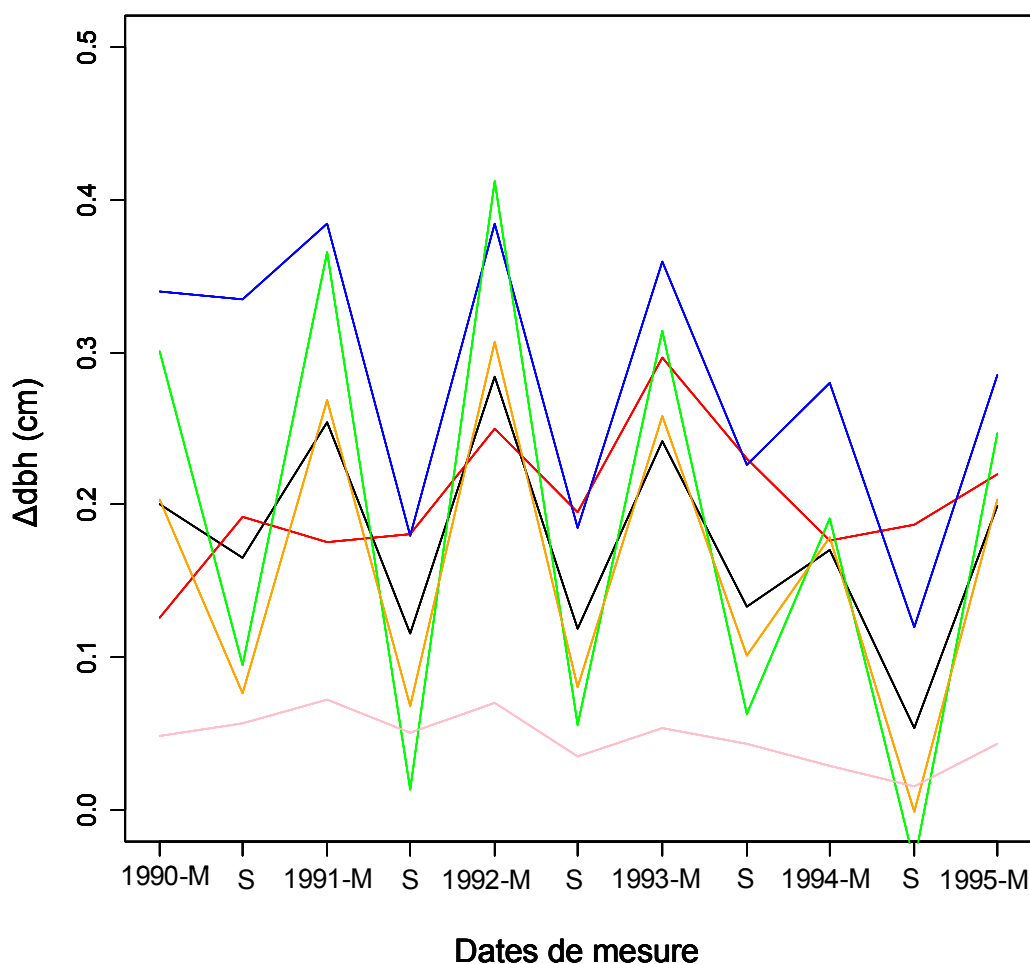


Figure 2-15. Accroissement moyen par espèces calculé entre avril et novembre (M : mousson) puis entre novembre et avril (S : saison sèche) pour les années 1990-1995. *Dipterocarpus indicus* (en rouge), *Vateria indica* (en bleu), *Myristica dactyloides* (en orange), *Knema attenuata* (en vert), *Humboldtia brunonis* (en rose) et moyenne de l'ensemble du peuplement (en noir).

2.3.4. Mortalité et recrutement

2.3.4.1. Estimations sur l'ensemble des arbres du dispositif permanent

Sur l'ensemble de la période de suivi, toutes espèces confondues, le taux de mortalité est en moyenne de 0,82, variant de 0,65 à 0,93 suivant la période de suivi considérée (Tableau 2-8). Le taux le plus bas est observé pour la période 1994-1998 (qui sont parmi les années les plus arrosées) et est significativement différent des taux de mortalités estimés pour les périodes 1998-2002 et 2002-2007.

Tableau 2-8. Estimation du taux de mortalité, λ , et intervalle de confiance à 95% (CI) pour différentes périodes.

période	N_i	N_s	N_m	λ	CI 95%	Proba survie (%)
1990-2007	2584	2248	336	0,82	[0,73 ; 0,91]	99,18
1994-2007	2693	2421	272	0,82	[0,73 ; 0,92]	99,18
1990-1994	2588	2509	79	0,76	[0,61 ; 0,95]	99,24
1994-1998	2696	2617	79	0,65	[0,52 ; 0,81]	99,35
1998-2002	2658	2591	67	0,83	[0,65 ; 1,05]	99,17
2002-2007	2628	2501	127	0,93	[0,78 ; 1,11]	99,07
1990-1998	2587	2433	154	0,71	[0,61 ; 0,83]	99,29
1998-2007	2653	2459	194	0,90	[0,78 ; 1,04]	99,09

Il y a un changement significatif du régime de mortalité à partir de 1998 (Figure 2-16), que l'on retrouve en comparant les deux périodes 1990-1998 et 1998-2007 (cf. Tableau 2-8), et pour lequel il n'y a pas de facteur explicatif connu. On considérera donc qu'une bonne estimation du taux de mortalité (plus petit intervalle de confiance) est donnée pour la période la plus longue (1990-2007).

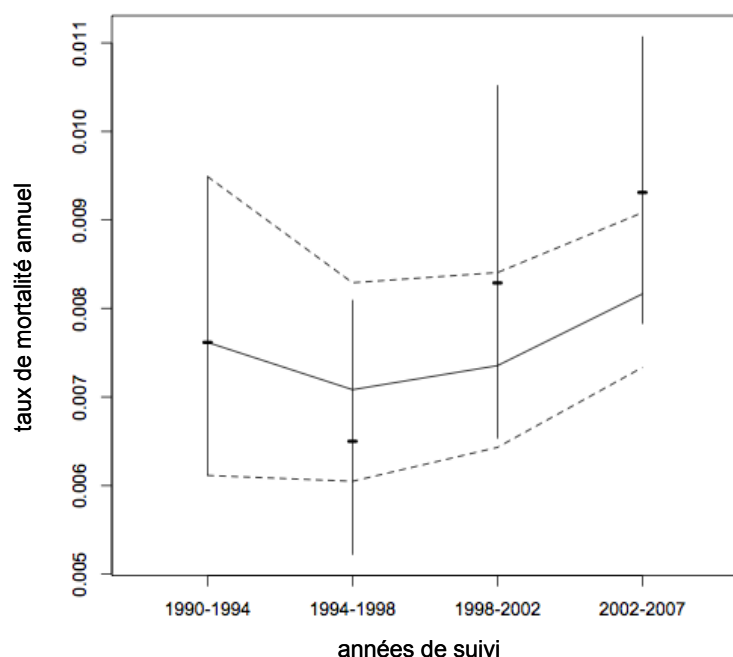


Figure 2-16. Taux de mortalité, λ , par périodes de 4 années successives (barres verticales) et cumulées (courbes) avec intervalle de confiance à 95%.

Le taux de recrutement calculé par tranches de 4 ans varie fortement : de 0,35 à 1,77 (Tableau 2-9). Le taux de recrutement le plus élevé est observé pour la première période de suivi (1990-1994) et est significativement différent des taux de recrutement estimés pour toutes les autres

périodes et du taux moyen sur 1990-2007. Cette différence est peut-être liée à l'oubli d'individus lors de l'installation du dispositif en 1990, qui aurait pu biaiser le nombre de recrutés en 1994, ou à la plus forte croissance observée durant les premières années du suivi de la dynamique. La diminution de croissance observée par la suite peut expliquer la diminution du taux de recrutement au cours du temps, si les individus de moins de 10 cm de dbh suivent la même tendance pour la croissance.

Le taux de recrutement estimé sur la période 1994-1998 est significativement inférieur à ceux de 1998-2002 et 2002-2007 ; de même, le taux de recrutement estimé sur la période 1998-2002 est significativement inférieur à celui de 2002-2007. Il y a donc une augmentation progressive du recrutement après la chute observée sur la période 1994-1998 (Figure 2-17).

Tableau 2-9. Estimation du taux de recrutement, μ , et intervalle de confiance à 95% (CI) pour différentes périodes.

période	N_f	N_s	N_r	μ	CI 95%
1990-1994	2697	2509	188	1,77	[1,54 ; 2,04]
1994-1998	2659	2617	42	0,35	[0,26 ; 0,47]
1998-2002	2631	2591	40	0,50	[0,36 ; 0,68]
2002-2007	2605	2501	104	0,77	[0,63 ; 0,93]
1990-2007	2605	2248	357	0,86	[0,78 ; 0,96]
1994-2007	2605	2421	184	0,56	[0,49 ; 0,65]

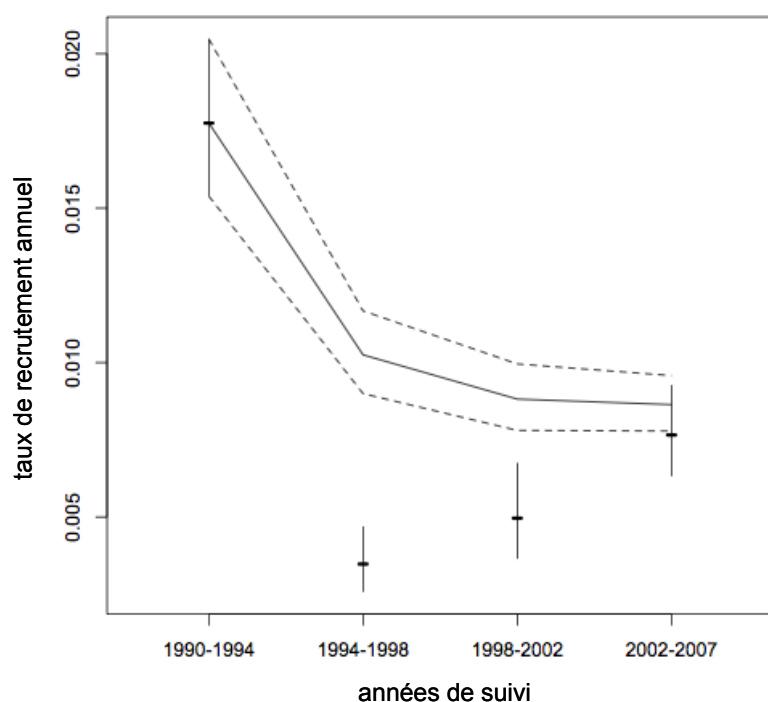


Figure 2-17. Taux de recrutement moyen par périodes de 4 années successives (barres verticales) et cumulées (courbes) avec intervalle de confiance à 95%.

L'estimation sur toute la période, 1990-2007, permet de lisser les écarts observés et d'accroître la précision (intervalle de confiance plus petit). Si on considère cette période, le taux de recrutement est en moyenne de 0,86 (cf. Tableau 2-9), légèrement supérieur au taux de mortalité (0,82), mais la différence n'est pas significative (chacune des estimations étant dans l'intervalle de confiance de l'autre). Il n'y a donc a priori pas de déséquilibre démographique sur la période 1990-2007, c'est-à-dire que les fluctuations locales se compensent.

Par contre, si on considère seulement la période 1994-2007, le taux de recrutement est significativement inférieur au taux de mortalité (respectivement 0,56 et 0,82). Dans ce cas, le

recrutement ne compense pas la mortalité, ce qui conduit à une diminution du nombre d'individus dans le peuplement.

2.3.4.2. Estimations par espèces

Parmi les espèces les plus abondantes ($N_i \geq 35$) la grande majorité se signale par un taux de mortalité significativement inférieur à la moyenne. C'est le cas de trois des quatre espèces principales, *H. brunonis* étant l'exception (Tableau 2-10).

Tableau 2-10. Taux de mortalité, λ , et intervalle de confiance à 95% (CI) pour les espèces les plus abondantes du dispositif (période 1990-2007).

espèce	N_i	N_s	N_r	λ	CI 95%
<i>Dipterocarpus indicus</i>	98	92	6	0,37	[0,17 ; 0,80]
<i>Dimorphocalyx lawianus</i>	50	45	5	0,62	[0,27 ; 1,41]
<i>Drypetes elata</i>	101	92	9	0,55	[0,29 ; 1,03]
<i>Garcinia morella</i>	46	31	15	2,31	[1,37 ; 3,73]
<i>Garcinia talbotii</i>	39	36	3	0,47	[0,17 ; 1,34]
<i>Humboldtia brunonis</i>	403	345	58	0,91	[0,70 ; 1,17]
<i>Hydnocarpus alpina</i>	35	32	3	0,52	[0,19 ; 1,49]
<i>Knema attenuata</i>	146	129	17	0,72	[0,45 ; 1,15]
<i>Mesua ferrea</i>	72	63	9	0,78	[0,41 ; 1,46]
<i>Myristica dactyloides</i>	335	300	35	0,65	[0,46 ; 0,90]
<i>Nothopegia beddomei</i>	56	51	5	0,55	[0,24 ; 1,26]
<i>Palaquium ellipticum</i>	128	106	22	1,10	[0,73 ; 1,66]
<i>Reinwardtiodendron anaimalaiense</i>	76	63	13	1,10	[0,64 ; 1,85]
<i>Syzygium gardneri</i>	47	41	6	0,80	[0,37 ; 1,70]
<i>Vateria indica</i>	457	412	45	0,61	[0,45 ; 0,81]

Si on étend l'analyse à l'ensemble des espèces en utilisant le modèle hiérarchique bayésien de Condit et al. (2006), on constate qu'en réalité un nombre important d'espèces de faible effectif ($N_i < 25$) a un taux de mortalité significativement supérieur à la médiane, qui est préférée ici à la moyenne à cause de la distribution log-normal sous-jacente fortement tronquée à droite (Figure 2-18).

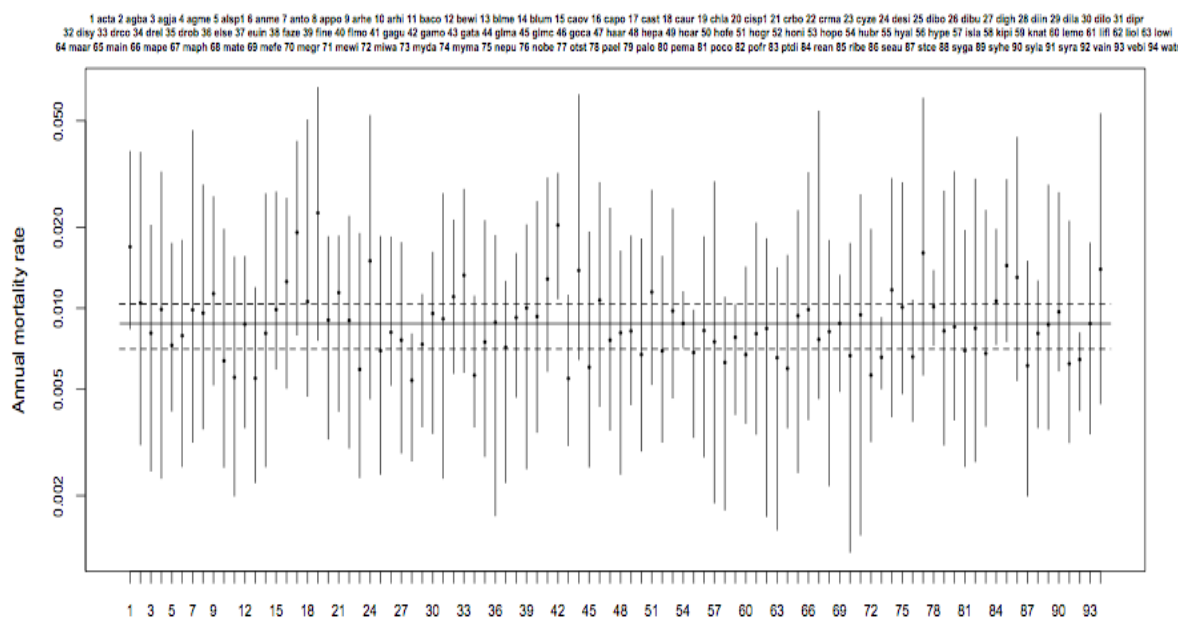


Figure 2-18. Comparaison des taux de mortalité par espèces (avec intervalle de confiance à 95%) avec le taux médian toutes espèces confondues (ligne horizontale continue, avec intervalle de confiance à 95% en lignes pointillées).

Si on considère l'ensemble des espèces inventoriées sur le dispositif en 1990, le taux le plus faible (différent de zéro) est de 0,33% (*Mastixia arborea*) et le taux le plus élevé de 9,4% (*Chrysophyllum lanceolatum*). Parmi les espèces les plus abondantes ($N_i \geq 35$) la grande majorité se signale par un taux de recrutement inférieur à la moyenne. C'est le cas de trois des quatre espèces principales, *H. brunonis* étant l'exception (Tableau 2-11). Les taux de recrutement estimés par espèces pour les espèces les plus abondantes varient de 0,25 (*Dimorphocalyx lawianus*) à 1,92 (*Garcinia morella*). *Garcinia morella* est donc l'espèce qui présente les taux les plus élevés aussi bien pour le recrutement que pour la mortalité ; son taux de mortalité n'est pas significativement supérieur au taux de recrutement.

Sur la période 1990-2007, le taux de recrutement est supérieur au taux de mortalité pour les quatre espèces principales (Tableau 2-10 et Tableau 2-11). Mais sur la période 1994-2007, le taux de recrutement est supérieur au taux de mortalité pour *D. indicus* (non significatif) et inférieur pour *V. indica* (significatif), *K. attenuata* (non significatif) et *H. brunonis* (significatif) (Tableau 2-12).

Tableau 2-11. Taux de recrutement, μ , et intervalle de confiance à 95% (CI) pour les espèces les plus abondantes du dispositif (période 1990-2007).

espèce	N_s	N_r	N_f	μ	CI 95%
<i>Dipterocarpus indicus</i>	92	8	100	0,49	[0,25 ; 0,95]
<i>Dimorphocalyx lawianus</i>	45	2	47	0,25	[0,08 ; 0,90]
<i>Drypetes elata</i>	92	10	102	0,60	[0,33 ; 1,10]
<i>Garcinia morella</i>	31	12	43	1,92	[1,07 ; 3,27]
<i>Garcinia talbotii</i>	36	4	40	0,62	[0,24 ; 1,54]
<i>Humboldtia brunonis</i>	345	75	420	1,15	[0,92 ; 1,44]
<i>Hydnocarpus alpina</i>	32	8	40	1,31	[0,65 ; 2,51]
<i>Knema attenuata</i>	129	20	149	0,84	[0,54 ; 1,29]
<i>Mesua ferrea</i>	63	6	69	0,53	[0,25 ; 1,14]
<i>Myristica dactyloides</i>	300	17	317	0,32	[0,20 ; 0,52]
<i>Nothopogia beddomei</i>	51	12	63	1,24	[0,70 ; 2,13]
<i>Palaquium ellipticum</i>	106	23	129	1,15	[0,76 ; 1,71]
<i>Reinwardtiodendron anaimalaiense</i>	63	16	79	1,33	[0,81 ; 2,13]
<i>Syzygium gardneri</i>	41	6	47	0,80	[0,37 ; 1,70]
<i>Vateria indica</i>	412	49	461	0,66	[0,50 ; 0,87]

Tableau 2-12. Comparaison des taux de mortalité, λ , et recrutement, μ , pour les espèces les plus abondantes du dispositif (période 1994-2007).

espèce	N_i	N_s	N_m	N_r	N_f	λ	CI 95%	μ	CI 95%
<i>Dipterocarpus indicus</i>	98	95	3	5	100	0,24	[0,09 ; 0,69]	0,39	[0,17 ; 0,91]
<i>Dimorphocalyx lawianus</i>	52	47	5	0	47	0,78	[0,34 ; 1,78]	0,00	[0,00 ; 0,59]
<i>Drypetes elata</i>	104	98	6	4	102	0,46	[0,21 ; 0,99]	0,31	[0,12 ; 0,78]
<i>Garcinia morella</i>	48	35	13	8	43	2,43	[1,40 ; 4,07]	1,58	[0,79 ; 3,05]
<i>Garcinia talbotii</i>	39	38	1	2	40	0,20	[0,05 ; 1,09]	0,39	[0,12 ; 1,39]
<i>Humboldtia brunonis</i>	440	387	53	33	420	0,99	[0,75 ; 1,29]	0,63	[0,45 ; 0,88]
<i>Hydnocarpus alpina</i>	39	37	2	3	40	0,41	[0,12 ; 1,43]	0,60	[0,21 ; 1,71]
<i>Knema attenuata</i>	150	137	13	12	149	0,70	[0,41 ; 1,18]	0,65	[0,37 ; 1,12]
<i>Mesua ferrea</i>	69	63	6	6	69	0,70	[0,32 ; 1,50]	0,70	[0,32 ; 1,50]
<i>Myristica dactyloides</i>	340	309	31	8	317	0,74	[0,52 ; 1,04]	0,20	[0,10 ; 0,39]
<i>Nothopogia beddomei</i>	59	56	3	7	63	0,40	[0,14 ; 1,15]	0,91	[0,44 ; 1,84]
<i>Palaquium ellipticum</i>	132	118	14	11	129	0,86	[0,51 ; 1,44]	0,69	[0,38 ; 1,22]
<i>Reinwardtiodendron anaimalaiense</i>	80	69	11	10	79	1,14	[0,63 ; 2,01]	1,04	[0,56 ; 1,89]
<i>Syzygium gardneri</i>	46	44	2	3	47	0,34	[0,10 ; 1,21]	0,51	[0,18 ; 1,45]
<i>Vateria indica</i>	475	437	38	24	461	0,64	[0,47 ; 0,88]	0,41	[0,28 ; 0,61]

2.3.5. Évolution de la surface terrière

Quelle que soit la période de suivi considérée, la surface terrière est en augmentation (Tableau 2-13). On constate une plus forte augmentation de la surface terrière dans la première période de suivi (1990-1994) qui est liée à la fois au recrutement plus élevé et à la plus forte croissance des arbres suivis observés durant cette période.

Tableau 2-13. Surface terrière initiale ($ST_{initiale}$) et finale (ST_{finale}) sur plusieurs périodes et taux d'accroissement annuel.

espèce	$ST_{initiale}$ (m ² /ha)	ST_{finale} (m ² /ha)	Taux d'accroissement (%)
1990-1994	40,55	42,28	+ 1,02
1994-1998	42,28	43,41	+ 0,58
1998-2002	43,41	44,09	+ 0,50
2002-2007	44,09	45,05	+ 0,40
1990-2007	40,55	45,05	+ 0,62
1994-2007	42,28	45,05	+ 0,49

Si on considère l'évolution de la surface terrière par espèces, la tendance générale est à l'augmentation (sauf pour *Palaquium ellipticum*). Cette augmentation est particulièrement marquée pour *Vateria indica* (Tableau 2-14).

Tableau 2-14. Évolution de la surface terrière à différentes dates pour six espèces importantes (m²/ha) sur les parcelles suivies (4,22 ha) et taux d'accroissement annuel sur la période 1990-2007.

Espèces	1990-03	1994-04	1998-11	2003-04	2007-04	Taux d'accroissement 1990-2007 (%)
<i>Dipterocarpus indicus</i>	6,27	6,28	6,52	6,63	6,86	+ 0,55
<i>Humboldtia brunonis</i>	1,09	1,19	1,19	1,17	1,18	+ 0,49
<i>Knema attenuata</i>	1,77	1,88	1,92	1,92	1,92	+ 0,50
<i>Myristica dactyloides</i>	4,19	4,29	4,39	4,44	4,31	+ 0,17
<i>Vateria indica</i>	10,66	11,52	12,05	12,79	12,88	+ 1,23
<i>Palaquium ellipticum</i>	1,22	1,19	1,07	1,05	0,98	- 1,16
<i>Mesua ferrea</i>	1,46	1,41	1,51	1,50	1,55	+ 0,36
Total (des six espèces)	26,68	27,76	28,66	29,50	29,69	+ 0,66

2.4. Discussion

2.4.1. Structure du peuplement, effet de la pente du terrain

Suivant les parcelles, le type de pente et les années de mesure considérées, la densité moyenne de la forêt varie de 630 à 709 individus par ha et la surface terrière de 40,9 à 50,6 m²/ha ; ce qui concorde avec les valeurs moyennes estimées par Pélissier (1995), soit une densité moyenne de 635 individus par ha et une surface terrière moyenne de 39,7 m²/ha. D'après Pélissier (1995), ces fortes densité et surface terrière placent la forêt d'Uppangala au niveau des forêts tropicales asiatiques et au-dessus des forêts tropicales d'Afrique et d'Amérique.

Au niveau du peuplement, la pente semble avoir un effet surtout sur la hauteur totale des arbres (hauteur plus élevée sur pente faible), ce qui se traduit par un effet sur le biovolume de tige (plus élevé sur pente faible). La même observation sur les hauteurs a été réalisée sur les parcelles H, R et S par Robert (2001) qui explique la hauteur moins élevée sur pente forte par un meilleur accès à la lumière (dû à l'étagement des couronnes) induisant une moindre allocation de la biomasse à la croissance en hauteur. Une autre interprétation, non contradictoire, incluant la contrainte de stabilité, est aussi concevable.

Du point de vue des espèces principales, les réponses en termes d'occupation de l'espace et de production de biomasse aux variations de la pente diffèrent selon les espèces. Alors que *H. brunonis* est peu sensible à l'intensité de la pente (pas d'effet significatif sur les variables caractéristiques de la sous-population), *D. indicus* semble plus favorisé sur pente faible (densité, surface terrière, biovolume et surface de couronne totale plus élevés) et *M. dactyloides* semble plus favorisé sur pente forte (densité, surface terrière, biovolume et surface de couronne totale plus élevés).

2.4.2. Évolution de la croissance radiale au cours de la période de suivi

La croissance diamétrique annuelle moyenne estimée sur l'ensemble des espèces à Uppangala est de 0,16 cm/an ; ce qui est relativement proche des valeurs observées par ailleurs en forêt tropicale. En Malaisie, Manokoran et Kochummen (1987) relèvent un accroissement diamétrique compris entre 0,15 et 0,25 cm/an. En Guyane Française (Prévost and Puig 1981) ainsi qu'au Gabon (Hladik 1982), l'accroissement est estimé à 0,16 cm/an.

L'effet des précipitations sur la croissance se révèle plutôt faible ici. Il ne permet pas d'expliquer la très nette tendance à la diminution observée sur 18 ans, qui va dans le sens des résultats obtenus par Feeley et al. (2007) à Pasoh et Barro Colorado Island.

Les années présentant les croissances les plus faibles (2001-2004) sont parmi les plus sèches. Mais les années les plus humides (1994, 1997) ne donnent que des valeurs d'accroissement très moyennes, et les années à plus forte croissance moyenne (1991 à 1993) ne sont pas parmi les plus arrosées. Il est possible qu'au-dessus d'un certain seuil (vers 4500-4800 mm/an, cf. Figure 2-4), les précipitations annuelles n'aient plus d'effet sur la croissance de ce type de forêt. Une année fortement pluvieuse a des effets a priori positifs sur l'alimentation en eau, au moins sur sol drainé, ce qui est plutôt le cas de notre site d'étude. Mais elle va de pair avec une forte couverture nuageuse et donc un rayonnement beaucoup plus faible (Clark and Clark 1994). Les deux pourraient donc se compenser.

Compte tenu de la forte saisonnalité, les précipitations totales annuelles ont certaines limites, même si les dates d'arrivée et de fin de mousson sont généralement assez stables (Pascal 1984). En Guyane Française, Morneau (2007) n'observe pas non plus de tendance générale des effets de la pluviosité sur la croissance mais une limitation de la croissance par les mois les plus secs. Des informations relatives à la saison sèche apporteraient sans doute plus d'explications sur le pattern de croissance observé. En effet, d'après Malhi et Wright (2004),

pour la plupart des écosystèmes terrestres tropicaux, le facteur environnemental déterminant est la durée et l'intensité de la saison sèche.

Or, dans une étude générale de l'évolution du climat des régions tropicales humides sur la période 1960-1998, Malhi et Wright (2004) observent que, depuis le milieu des années 1970, toutes les régions de forêts tropicales humides ont subi une forte augmentation de la température ($0,26 \pm 0,05^{\circ}\text{C}$ en moyenne par décennie). Ils notent également que sur toute la période d'étude, les précipitations ont diminué dans les régions de forêts tropicales humides ($1,0 \pm 0,8\%$ par décennie), avec un déclin marginal en Asie tropicale. Enfin, ils soulignent que les forêts tropicales indiennes ont connu une augmentation significative de l'intensité de la saison sèche.

Du point de vue des espèces, *V. indica*, *M. dactyloides*, *K. attenuata* et *H. brunonis* suivent la tendance générale observée sur le dispositif alors que *D. indicus* semble moins sensible aux facteurs responsables de la forte diminution de croissance observée sur 18 ans de suivi. Il est intéressant de noter que c'est également l'espèce la moins sensible aux variations saisonnières.

2.4.3. Caractères démographiques

Le taux de mortalité annuel moyen estimé à Uppangala sur les arbres de plus de 10 cm de dbh est de 0,82% ; ce qui est légèrement inférieur à la moyenne estimée à 1% en forêts tropicale (Durrieu de Madron 1993). Des taux de mortalité relativement proches (0,98) sont observés en Guyane Française (Delcamp 2007, Madelaine et al. 2007) mais ces taux sont inférieurs à ceux estimés à 1,48 à Pasoh en Malaisie et 2,03 à Barro Colorado Island au Panama (Condit et al. 1999) ; 2,03 à La Selva au Costa Rica (Lieberman et al. 1985) et 1,77 à Kade au Ghana (Swaine et al. 1987). Condit et al. (2006) trouvent des taux de mortalité compris entre 1,04% (Pasoh, Malaisie) et 17,06% (Mudumalai, forêt sèche du sud de l'Inde) pour les juvéniles de moins de 10 cm de dbh. Ceci pourrait s'expliquer par un type de mortalité qui correspond souvent à la désagrégation de l'arbre sur pied avec relativement peu de grands chablis et donc peu de mortalité secondaire. Cette particularité des forêts naturelles des Ghâts a déjà été soulignée par Pélissier (1995).

De même, le taux de recrutement annuel moyen estimé à Uppangala est de 0,86% ; ce qui le place proche du taux estimé à la Piste de Saint-Elie en Guyane Française, soit 0,81 (Madelaine et al. 2007), mais inférieur aux taux estimés à 2,83 à Pasoh en Malaisie et 2,62 à Barro Colorado Island au Panama (Condit et al. 1999).

Ces estimations placent la forêt d'Uppangala parmi les peuplements les moins dynamiques, caractérisés à la fois par une faible mortalité et un faible recrutement.

Au-delà de ces taux moyens, des différences significatives sont observées entre les taux spécifiques et la moyenne et entre les différentes espèces. Condit et al. (2006) émettent l'hypothèse que la diversité floristique des forêts est liée à la diversité des caractères démographiques spécifiques mais concluent, après l'estimation des taux de mortalité et de croissance spécifiques sur 18 jeux de données extraits de 10 dispositifs d'étude permanents (réseau CTFS), que les forêts présentant la plus grande diversité floristique sont celles qui sont les moins diversifiées au niveau des caractères démographiques. L'intervalle de variation des valeurs spécifiques du taux de mortalité (de 0,30% à 9,4%) placent la forêt d'Uppangala parmi les moins diversifiées en termes de caractères démographiques.

Cependant, la mortalité et le recrutement sont probablement mal connus à partir de petits dispositifs (notamment pour les gros arbres, surtout si l'on raisonne par espèces) et sur des périodes assez courtes par rapport au cycle de vie des espèces.

2.4.4. Bilan démographique

Les mécanismes impliqués dans la dynamique forestière sont variés (perturbations à grande échelle, chablis, substitution, renouvellement par glissement d'unités circulaires...) et interviennent à des pas de temps et des échelles d'espace très différents (Pascal 1995). La mise en évidence d'une tendance à long-terme est rendue difficile par la courte période d'observation (relativement à la durée de vie des arbres et à l'échelle de temps des processus dynamiques) ainsi que par des fluctuations annuelles apparemment contradictoires.

Le taux de mortalité a tendance à augmenter au cours de la période de suivi. Le taux de recrutement a fortement baissé après 1994 mais il a tendance à ré-augmenter depuis. La croissance quant à elle présente une nette tendance à la diminution sur toute la période de suivi. Cette diminution paraît trop brutale pour correspondre à une maturation de la forêt qui approcherait d'une phase stable après avoir subi des perturbations.

Malgré la forte diminution de la croissance et du recrutement après 1994, et l'augmentation progressive de la mortalité, la surface terrière est en augmentation constante. Cependant, cette augmentation est de plus en plus faible au fil de la période d'observation. La surface terrière d'un arbre étant fortement corrélée à sa biomasse (Phillips et al. 1998), on peut donc faire l'hypothèse que la forêt d'Uppangala est dans une phase d'accumulation de biomasse, mais que cette accumulation se ralentit.

Dans une étude sur dix dispositifs répartis sur tous les continents, Chave et al. (2008) montrent que quatre dispositifs présentent un accroissement significatif de la biomasse aérienne, trois ne présentent pas de tendance significative et trois présentent une tendance à la diminution non significative. Mais l'évolution de la biomasse aérienne présente des variations temporelles au sein d'un même dispositif. Par exemple, à Barro Colorado Island (Panama), des augmentations significatives et des diminutions significatives ont été observées pendant les 20 ans de suivi, en rapport avec les perturbations à court terme (sécheresses). À Pasoh et Lambir (Malaisie), une augmentation significative de la biomasse a été observée entre 1990 et 1995, puis une diminution entre 1995 et 2000 (épisode El Niño marqué et sécheresses). Si certaines synthèses concluent à une accumulation de biomasse en cours dans les forêts tropicales (voir Lewis et al. 2009 pour l'Afrique centrale), les résultats mentionnés ci-dessus sont suffisamment contrastés pour qu'il soit difficile de tirer des tendances très générales sur la dynamique et le stockage de la biomasse dans les forêts tropicales humides à partir des observations actuellement disponibles sur les dispositifs permanents. Les données accessibles sont limitées dans le temps et dans l'espace, alors que la présente étude sur le site d'Uppangala fait clairement apparaître la variabilité inter-annuelle des paramètres démographiques et de la croissance moyenne du peuplement.

3. Typologie des séries de croissance de 1990 à 2008

3.1. Introduction

3.1.1. Les rythmes de croissance des arbres

La croissance annuelle d'un arbre est définie par l'énergie produite par la plante et par le patron d'allocation de l'énergie produite aux axes, aux racines, aux feuilles ou aux organes reproducteurs. Ce patron d'allocation dépend de facteurs génétiques, des conditions climatiques, de l'environnement local (nutriment et eau disponible) et de leurs interactions (Cornillon et al. 2003). Une part de l'énergie produite peut aussi être allouée à la constitution de réserves ou de défenses, à la production de latex, etc.

Si on considère un individu dans sa globalité, le suivi diamétrique n'offre donc qu'une vision partielle de la croissance. C'est pourtant l'approche la plus employée pour caractériser la croissance d'arbres en forêt car la mesure du diamètre de tronc offre une plus grande accessibilité et une meilleure précision que pour d'autres dimensions.

Le caractère rythmique de la phénologie des arbres a été beaucoup étudié, aussi bien en milieu tropical que tempéré. La phénologie peut être décrite par l'étude de différents phénomènes : la croissance des pousses feuillées, la défeuillaison pour les espèces caducifoliées, la floraison, la fructification... Le caractère rythmique de l'activité cambiale, bien connu chez les arbres des régions tempérées, a également été mis en évidence chez plusieurs espèces tropicales, malgré un environnement peu variable. Dans la plupart des études visant à caractériser la périodicité de la croissance secondaire ou de la phénologie d'arbres, c'est l'existence d'un rythme annuel (lié aux saisons) qui a été recherché. D'autre part, les relations entre la phénologie et la croissance végétative secondaire ont été peu étudiées (Carlue and Aufort 1991, Monks and Kelly 2006, O'Brien et al. 2008).

De nombreux exemples permettent d'illustrer l'existence de cette rythmicité intra-annuelle dans l'expression du comportement des arbres.

Par exemple, la rythmicité de l'allongement des axes est très fréquente parmi les espèces tropicales. La formation d'entrenoeds longs alterne avec des phases de croissance nulle ou très ralentie chez *Theobroma cacao* (Greenwood and Posnette 1950, Greathouse et al. 1971, Vogel 1975 in Carlue et Aufort 1991), *Mangifera indica* (Holdsworth 1963, Scarrone 1969 in Carlue et Aufort 1991), *Hevea brasiliensis* (Hallé and Martin 1968 in Carlue et Aufort 1991). A Uppangala, Durand (1999) a révélé sur des jeunes plants, une période de croissance végétative (mise en place d'unités de croissance sur le tronc et les branches) centrée sur la saison sèche et variant de 4 à 5 mois pour *Dipterocarpus indicus* et *Knema indica* à 6 à 7 mois pour *Vateria indica* et même 8 à 9 mois pour *Humboldtia brunonis*. Sur les arbres adultes, Aravajy (1995) a mis en évidence grâce à un suivi réalisé entre décembre 1992 et décembre 1994 un pic de production de nouvelles feuilles ayant lieu en novembre-décembre (début de la saison sèche) pour la plupart des espèces et deux autres flush de moindre importance en mars et en mai-juin.

Pour les pousses feuillées, la croissance peut être rythmique, épisodique ou continue suivant les espèces. Certaines études menées sur la rythmicité de la croissance primaire mettent en évidence une croissance saisonnière, d'autres une croissance non saisonnière, certaines une

croissance apériodique et d'autres enfin une croissance périodique mais non saisonnière (Loubry 1994).

En ce qui concerne l'activité cambiale, des rythmes de croissance diamétrique annuels, liés à une saisonnalité du climat plus ou moins marquée, ont été observés sur de nombreuses espèces en forêt tropicale humide.

A La Selva (Costa Rica), dans un environnement à la saisonnalité peu marquée, Hazlett (1987 in O'Brien et al. 2008) montre l'existence d'un rythme annuel de la croissance des arbres. Breitsprecher et Bethel (1990) observent sur le même site une périodicité annuelle ou semi-annuelle avec synchronisation des individus pour cinq espèces sur huit en milieu drainé avec une interruption de la croissance pendant la période la plus sèche. Toujours sur le même site, O'Brien et al. (2008) montrent que sur dix espèces étudiées, quatre présentent une périodicité annuelle pour l'accroissement diamétrique (*Dipteryx panamensis* et *Lecythis ampla*, deux espèces décidues ; ainsi que *Cecropia insignis* et *Simarouba amara*, deux espèces sempervirentes).

En forêt amazonienne inondée, Schöngart et al. (2002), montrent que la croissance diamétrique des arbres présente une périodicité annuelle liée à l'inondation : l'accroissement est plus élevé durant la phase sèche que durant la phase inondée.

Au Venezuela, Worbes (1999) met en évidence la formation de cernes annuels chez de nombreuses espèces et une périodicité annuelle de la croissance diamétrique calée sur le climat avec un arrêt de la croissance pendant la saison sèche.

Fichtler et al. (2003) ont également mis en évidence la formation annuelle de cernes de croissance à La Selva (Costa Rica).

A Attappadi en Inde, en forêt humide d'élévation moyenne, Péliissier et Pascal (2000) ont aussi montré qu'il existait une variation intra-annuelle significative de la croissance diamétrique des arbres adultes liée à l'alternance de la mousson et d'une saison sèche marquée. On observe les mêmes variations à Uppangala (cf. chapitre 2).

Une périodicité régulière de la croissance peut être corrélée aux facteurs environnementaux. Des études mettent en évidence une telle corrélation chez le cacao (McDonald 1933, Humphries 1944 in Loubry 1994), mais ce n'est pas toujours le cas, comme l'observe Bond (1942 in Loubry 1994) pour le thé.

La rythmicité de la phénologie ou de la croissance secondaire peut être contrôlée par des facteurs endogènes et/ou exogènes (O'Brien et al. 2008). L'étude du synchronisme des comportements des individus d'une même population ou de plusieurs espèces est le principal critère permettant de déterminer l'origine endogène ou exogène d'un comportement périodique (Millet 1972, Millet and Manachère 1979, 1983, Millet et al. 1991 in Loubry 1994). Plus le degré de synchronie entre événements phénologiques est élevé pour une population, plus on supposera un déclenchement par des facteurs externes tels que le climat, la lumière, des inondations... (Borchert 1983, Ashton et al. 1988, Schöngart et al. 2002). Au contraire, des réponses individuelles asynchrones correspondent à une variabilité inter-individuelle qui révèle un contrôle endogène, bien que celui-ci puisse être en interaction avec des facteurs environnementaux (Borchert 1983).

Greathouse et al. (1971 in Loubry 1994) ont ainsi mis en évidence l'endogénéité du rythme de croissance chez le cacao : un rythme de croissance asynchrone persiste quand les arbres sont placés en chambre de culture climatisée. Vogel (1975 in Loubry 1994) conclue lui aussi à l'existence de rythmes individuels autonomes chez le cacao et Hallé et Martin (1968 in Loubry 1994) font la même observation sur l'hévéa.

De même, Borchert (1980) observe une forte asynchronie inter-individuelle de la chute des feuilles, de la floraison et de l'émission de pousses feuillées chez *Erythrina poeppigiana* au Costa Rica et conclut à un contrôle endogène du développement de l'arbre chez cette espèce. Parfois, des interactions avec des facteurs externes peuvent altérer, voire masquer la nature endogène d'un rythme observé (Loubry 1994). Par exemple, la sécheresse ou l'apparition des premières pluies peuvent avoir pour conséquence une synchronisation temporaire des croissances individuelles. L'influence de la sécheresse sur le développement des arbres a été étudiée sur plusieurs espèces au Costa Rica, dont *Erythrina poeppigiana* et *Tabebuia neochrysantha* (Borchert 1980, Reich and Borchert 1982, 1984). D'autres facteurs peu variables en forêt tropicale humide – tels que la température et la photopériode – sont souvent négligés mais peuvent avoir des effets importants. Cependant, dans les forêts sempervirentes, la plupart des auteurs reconnaissent que, même si des « flushes » sont fréquents en saison sèche, les poussées foliaires sont avant tout gouvernées par une rythmicité endogène (Loubry 1994).

Il a donc été clairement mis en évidence que la croissance et la reproduction des arbres sont des phénomènes périodiques, du moins chez certaines espèces et que cette périodicité est à la fois le résultat de facteurs endogènes et exogènes.

Cependant, la plupart des études sont focalisées sur la recherche d'une périodicité annuelle plus ou moins liée à la saisonnalité. Or, que ce soit pour la floraison et la fructification ou pour l'expression de la croissance, la périodicité observée peut être d'un ordre de grandeur sub-annuel, annuel ou supra-annuel, lorsque les phénomènes étudiés ne sont pas continus.

Peu d'études ont été menées sur l'existence de rythmes supra-annuels du développement des arbres, excepté en ce qui concerne les phénomènes de floraison et fructification de masse ('mast flowering' et 'mast fruiting') bien connus en forêt tropicale (Appanah 1985, Ashton 1989, Curran et al. 1999) mais dont l'origine fait encore débat (Kelly and Sork 2002, Cannon et al. 2007a).

Des rythmes supra-annuels de floraison et de fructification massive à l'échelle du peuplement ont été mis en évidence en forêt tropicale humide et peuvent être corrélés à des phénomènes climatiques tels que El Niño (Schöngart et al. 2004, Wright and Calderón 2006, Cannon et al. 2007b) bien que ces facteurs soient insuffisants pour expliquer totalement les pics de floraison et de fructification (Wich and Van Schaik 2000). Mais peu d'études s'intéressent aux relations entre ces pics de floraison et de fructification sur la croissance végétative (Monks and Kelly 2006, O'Brien et al. 2008).

La floraison et la fructification ne sont pas les seuls phénomènes qui peuvent présenter des rythmes supra-annuels. Loubry (1994) a montré lors de suivis phénologiques réalisés en Guyane que les phénomènes de défeuillaison, de croissance végétative primaire et de floraison s'expriment selon des cycles qui varient d'un individu à l'autre et dont la durée peut varier de quelques mois à plusieurs années.

Breitsprecher et Bethel (1990) observent en forêt humide sur sol drainé au Costa Rica une absence de périodicité de la croissance diamétrique pour trois espèces et une périodicité majoritairement annuelle et occasionnellement semi-annuelle pour cinq espèces. Par contre, des cycles plus longs ou plus courts que l'année sont quasiment systématiquement observés sur les trois espèces situées sur sol marécageux.

A Uppangala, Durand (1999), a également mis en évidence un cycle pluriannuel de mise en place des unités de croissance chez *Knema attenuata*. Sur les juvéniles observés, la mise en place d'une nouvelle unité de croissance sur le tronc s'effectue tous les 2 à 6 ans. Lors des années de repos du tronc, les branches mettent en place plusieurs unités de croissance ; lors des années d'activité du tronc, elles mettent en place une ou plusieurs unités de croissance.

Donc, les rythmes observés pour l'allongement des axes (Durand 1999) ou pour la floraison et la fructification pourraient avoir des effets sur la croissance en diamètre.

D'autre part, la recherche d'une périodicité de la phénologie est souvent effectuée au niveau d'une population et non au niveau individuel. Or, pour la reproduction par exemple, une floraison annuelle observée au niveau de la population masque souvent des différences entre les individus. Loubry (1994) a mis en évidence en Guyane un cycle de deux ans ou plus pour la floraison individuelle de *Platonia insignis* alors que *Dicorynia guianensis* présente une séquence de deux floraisons successives suivies d'au moins trois ans d'attente. Cependant, l'expression de ce rythme étant décalée dans le temps entre les individus, il observe pour ces deux espèces une floraison annuelle au niveau de la population.

D'autre part, chez de nombreuses espèces, la floraison est conditionnée par la mise en place de certaines structures végétatives, ce qui régule le rythme individuel des floraisons (Loubry 1994).

Les relations entre la croissance diamétrique et la phénologie sont peu étudiées. Et pourtant, ces différents phénomènes sont liés par le patron d'allocation de l'énergie produite au niveau de l'individu. La compétition trophique ayant lieu au sein d'un individu régule l'expression de sa croissance dans les différentes dimensions, de sa reproduction et de ses productions annexes.

Par exemple, concernant la production de latex, Silpi et al. (2006) observent que la saignée régulière de l'hévéa provoque une augmentation de la production de latex et une diminution significative de la croissance secondaire du tronc.

Un autre phénomène bien connu est celui de l'alternance en arboriculture fruitière où la floraison et la fructification alternent avec la croissance végétative (Fulford 1966, Jonkers 1979, Lauri et al. 1995).

D'autre part, la croissance foliaire conditionne souvent les rythmes des croissances primaire et secondaire (Brown 1971, Payan 1982 in Carlue et Aufort 1991).

Il existe donc une régulation de la croissance par les autres productions consommatrices d'énergie. On peut donc imaginer que des phénomènes phénologiques périodiques aient une répercussion en termes de périodicité sur la croissance diamétrique. Les rythmes de croissance cambiale et la phénologie pourraient être étroitement liés mais cet aspect est peu étudié.

Cependant, sur un pas de temps annuel, Carlue et Aufort (1991) étudient la relation entre l'allongement et l'épaississement des pousses annuelles chez le châtaigner en France, et mettent en évidence une alternance entre la prépondérance d'un des phénomènes puis de l'autre, conduisant à des « vagues de fluctuations » plus ou moins nombreuses selon les rejets étudiés. Cette période d'alternance se termine par un arrêt progressif ou brutal de l'allongement alors que l'épaississement devient prédominant et l'activité cambiale se prolonge après l'arrêt de croissance en longueur.

D'après Alvim (1956, 1964 in Loubry 1994), la saisonnalité de la croissance cambiale du cacaoyer pourrait être liée à la compétition trophique entre croissance primaire et secondaire : la croissance en diamètre est réduite, parfois nulle, pendant ou juste après une vague intense de poussée foliaire.

Les relations entre croissance secondaire et autres investissements peuvent être différentes suivant les espèces. Hazlett (1987 in Loubry 1994) observe au Costa Rica une activité cambiale maximum quand il n'y a ni fleurs ni fruits chez *Pentaclethra macroloba* (durant les mois secs) alors que chez *Goelthalsia meiantha* et *Carapa guianensis*, l'activité cambiale est la plus faible pendant la poussée foliaire durant les mois humides). D'après De Fay (1986 in Carlue et Aufort 1991), l'activité cambiale périodique est en phase avec l'activité apicale chez

l'hévéa, alors que ces deux types d'activité alternent chez le chêne (Payan 1982, Champagnat et al. 1986 in Carlué et Aufort 1991).

D'autres études en Nouvelle-Zélande (Monks and Kelly 2006) montrent qu'une forte production de graine est corrélée à une croissance diamétrique faible la même année chez *Nothofagus truncata*.

3.1.2. Les composantes de la croissance

La croissance peut-être définie par trois composantes (Guédon et al. 2007, Chaubert-Pereira 2008, Chaubert-Pereira et al. 2009) : ontogénique (succession de phases), environnementale (macro-environnement : climat...) et individuelle (facteurs génétiques, parasites, maladies, compétition locale entre individus...).

On pourra distinguer différentes sous-composantes pour chaque composante.

Par exemple, pour la composante ontogénique, on pourra distinguer l'expression d'un patron temporel d'allocation de ressources à l'intérieur d'une phase de développement donnée (mise en place d'unités de croissance plus ou moins régulières) vs. le changement de patron d'allocation lors d'un changement de stade de développement (Chaubert-Pereira et al. 2009), par exemple lorsque qu'un individu atteint son point de libération (Cusset 1980) ou devient sénescant. D'après Guédon et al. (2007), ce dernier phénomène sous-tend des changements dans les équilibres physiologiques de la plantes qui se traduisent par de soudains sauts de niveaux entre phases stationnaires successives, plutôt que par des changements graduels.

On pourra également distinguer les facteurs strictement individuels (génétiques, accidents passés : maladies, casse), des facteurs micro-environnementaux fixes (sol) et des facteurs micro-environnementaux dynamiques (statut, voisins) pour la composante individuelle.

En situation réelle, les composantes de la croissance décrites ci-dessus et distinguées pour les besoins de la réflexion présentent sans doute des formes d'interaction entre elles ; ce qui peut rendre difficile l'interprétation des variations observées dans la croissance. Par exemple, un changement de stade de développement pourra intervenir à l'occasion d'une variation d'environnement local, mêlant ainsi les effets des composantes ontogénique et individuelle.

3.1.3. Caractérisation des séries de croissance

On essaye ici de distinguer les effets de chaque composante grâce à l'analyse de séries annuelles de croissance diamétrique observées entre 1990 et 2008 (Figure 3-1).

Les effets attendus de chaque composante sur la croissance en diamètre sont définis grâce à des critères qui vont permettre d'étudier les « manifestations » de la croissance observables à partir de la seule information de la croissance en diamètre :

- existence d'une tendance non périodique commune aux arbres (à l'échelle de la fenêtre d'observation),
- existence d'une périodicité,
- synchronisation fine entre individus (en termes de tendance et/ou périodicité),
- stabilité de la longueur de la période entre individus (sans forcément de synchronisation).

Ainsi, la forme d'une trajectoire de croissance individuelle peut-être décomposée sous la forme d'une tendance (linéaire ou non linéaire, croissante ou décroissante) plus une variation « fine » autour de cette tendance. L'étude de la variation, après extraction de la tendance, permet de caractériser une éventuelle périodicité (gamme de périodes dominantes) et de

savoir si des groupes d'individus présentent une périodicité de longueur comparable et sont en phase ou non.

La plupart des études de ce type utilisent des données (p.e. suivis de plantations) qui permettent de distinguer des sous-ensembles homogènes d'individus, tels qu'espèces, cohortes ou placettes et d'isoler les différentes "manifestations" des composantes de la croissance (Nicolini et al. 2001, Guédon et al. 2007, Chaubert-Pereira et al. 2009).

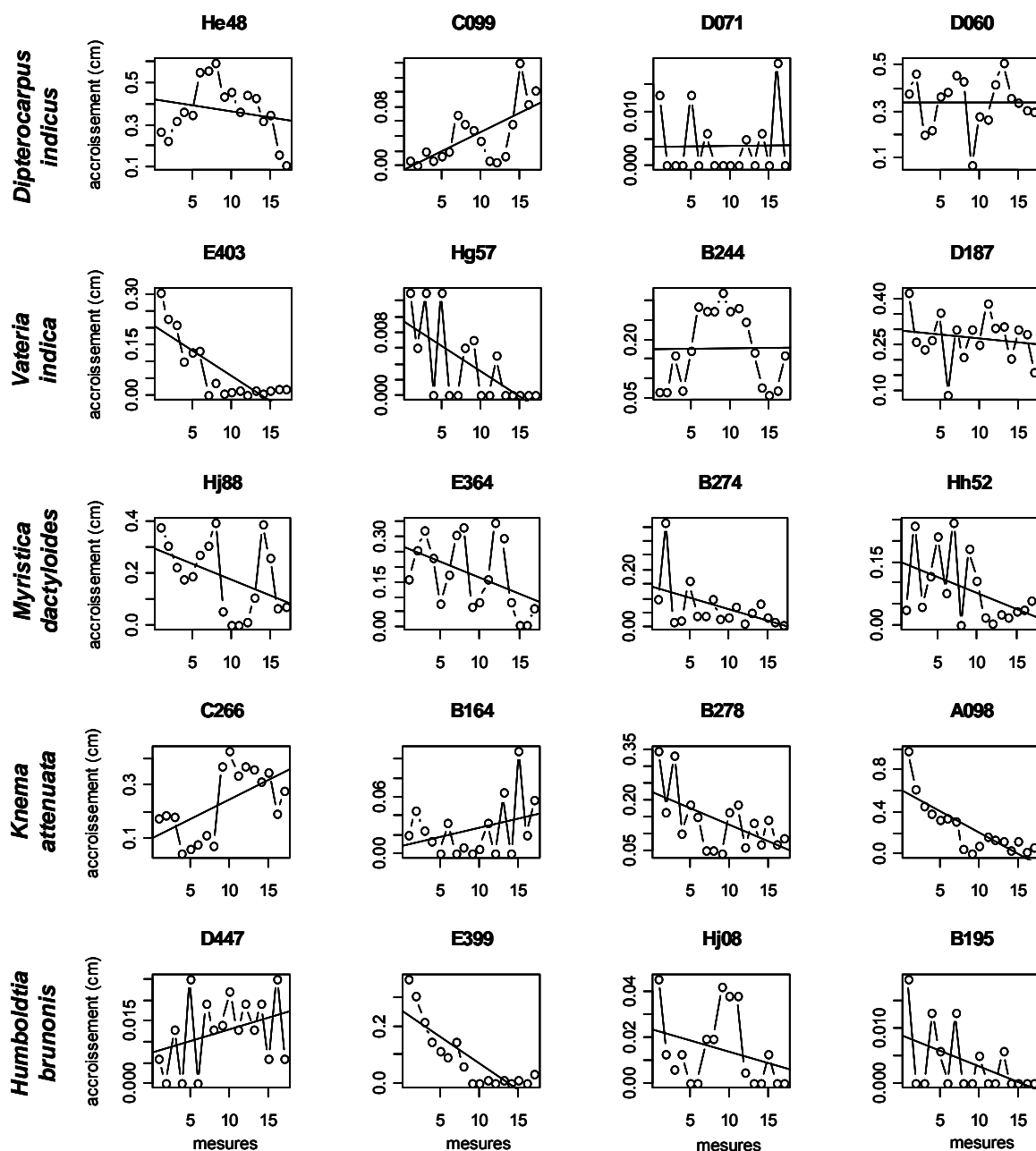


Figure 3-1. Séries d'accroissements et tendance linéaire pour quatre individus de chacune des espèces principales.

Les données dont nous disposons sont originales du point de vue de la fréquence des mesures (mesures annuelles, alors que sur la plupart des dispositifs permanents les suivis sont pluriannuels) et de la précision des mesures grâce aux dendromètres fixés. D'autre part, la durée du suivi est longue même si elle n'est pas exceptionnelle.

Par contre les données posent un problème méthodologique par rapport à d'autres études. En effet, les typologies de courbes de croissance sont souvent faites sur quelques points de mesure répartis sur toute la durée de vie des individus (Champely and Deleuze 1995, Cornillon et al. 2003). Ici on dispose de 18 années consécutives de suivi, ce qui représente un nombre important de points de mesure mais concentrés sur une petite portion de la durée de vie de chacun des individus observés. Ceci appelle le recours à des méthodes nouvelles et peu employées jusque-là en sciences forestières pour effectuer des typologies d'individus basées sur la « forme » des courbes de croissance en diamètre. Nous choisissons une approche introduite par Ollier (2004) qui exprime la forme des courbes comme combinaison linéaire de formes de référence (« templates ») dérivant de l'échantillonnage temporel et formant une base orthonormée. Nous verrons que ces formes de référence peuvent exprimer des logiques de périodicité ou de pseudo-périodicité.

On s'intéresse ici à l'analyse exploratoire de séries de croissance en diamètre dans un peuplement hétérogène (multispécifique, inéquienne) mais aussi dans un environnement spatialement hétérogène et présentant des fluctuations temporelles. Il est donc nécessaire de définir précisément à la fois les caractéristiques intrinsèques des séries temporelles (tendance, périodicité, longueur de la période, etc.) et celles d'un ensemble de séries temporelles (phasage, synchronisation, etc.).

Afin d'étudier plus spécifiquement la périodicité de la croissance, on découple l'intensité de la croissance de l'étude des variations fines, en « détendant » et en normalisant les accroissements sur la période d'observation.

En analyse des séries temporelles, la méthode de lissage (« smoothing ») est couramment utilisée. Il s'agit d'une méthode exploratoire basée sur la décomposition d'une série temporelle en une composante lisse (« smooth ») qui correspond à une estimation possible de la tendance et d'une composante irrégulière (« rough ») qui correspond aux variations autour de la tendance (Diggle 1990). Par cette méthode, on cherche à éliminer la composante irrégulière de la série temporelle, pour se focaliser sur la composante lisse, c'est-à-dire la tendance. Dans notre cas, en utilisant une méthode de différenciation, on élimine la tendance et on se focalise sur la composante irrégulière de la série qui correspond aux résidus.

A partir de l'analyse temporelle des séries de croissance en diamètre, on peut dégager plusieurs types de comportements :

- des individus présentant une tendance identique mais pas de variation fine périodique, on parlera alors de « macro-synchronisation » ;
- des individus présentant après extraction de la tendance (tendances potentiellement non-similaires) une périodicité avec une période de même longueur et une synchronisation entre les individus, on parlera de « synchronisation fine périodique » ;
- des individus présentant après extraction de la tendance une périodicité fine avec une période de même longueur et un déphasage pour la majorité des individus : on parlera de « périodicité stable non synchrone ».

A partir des constatations qui peuvent être tirées de l'analyse statistique des trajectoires (par exemple sous forme d'une typologie), on recherche des interprétations de l'expression des différents facteurs de périodicité en fonction des importances relatives des composantes de croissance (macro-environnementale, ontogénique et individuelle).

Par exemple, on s'attend à ce qu'un effet macro-environnemental produise une macro-synchronisation des trajectoires de croissance individuelles, c'est-à-dire, des variations

synchrones entre individus (même tendance) mais non périodiques (sauf si le climat présente lui-même une périodicité et qu'elle soit observable à l'échelle de la fenêtre de suivi).

Un effet ontogénique devrait se traduire par un rythme purement endogène et une non-synchronisation entre les individus (même si une partie d'entre eux peut apparaître en phase « par hasard », ils seront déphasés en majorité). On n'attend pas de synchronisation globale, pas même pour une espèce donnée, mais un comportement similaire peut émerger pour les individus d'une espèce donnée qui sont au même stade de développement (approché par les classes de taille ou l'élancement des individus).

L'effet individuel est forcément plus complexe puisqu'il exprime une interaction entre des caractéristiques strictement liées à l'individu (génétique) et des effets de l'environnement local (microsite, compétition avec les voisins). Il peut y avoir une périodicité dans la croissance mais elle peut être masquée par les facteurs de l'environnement local (qui déterminent, par exemple, une absence de croissance). On n'attend pas de périodicité stable non synchrone ni de synchronisation fine périodique liées à cette composante.

On utilise aussi l'information complémentaires de variables caractérisant les individus : espèces, taille, information spatiale...

On attend notamment un effet de l'espèce sur la macro-synchronisation entre individus. Les individus d'une même espèce devraient présenter :

- des tendances plus similaires que la moyenne des individus,
- une plus grande stabilité de la période que la moyenne des individus si la composante macro-environnementale en détermine une.

On s'attend également à détecter un effet de la taille des individus sur la stabilité de la période (la durée peut être stable pour une classe de taille, comme approximation du stade de développement) et éventuellement sur la détection d'une périodicité (qui peut n'exister ou n'être détectable que pour certaines classes de taille) pour la composante ontogénique.

Enfin, on attend un effet de la localisation dans le dispositif sur la macro-synchronisation entre individus : des individus géographiquement proches ou situés sur le même type de milieu (substrat, pente...) subiront des influences semblables.

Tableau 3-1. Récapitulatif des effets des différentes composantes de la croissance attendus sur l'expression d'une périodicité de la croissance.

composante effets attendu	macro-environnemental	ontogénique	individuel
Macro-synchronisation	Oui, éventuellement localisées (structure spatiale) et par espèces ou classes de taille	Non pour la sous-composante stade de développement constant Oui, pour la sous-composante changement de stade de développement	Non, sauf interaction climat et micro-site (possible synchronisation locale)
Existence d'une périodicité	Non, sauf forçage externe (périodicité du climat)	Oui, avec probable modulation par l'espèce ou le stade de développement (taille)	Non
Périodicité stable non synchrone	Oui, avec une stabilité plus grande à l'intérieur d'une espèce ou d'une classe de taille, qu'entre la moyenne des individus	Oui, avec probable modulation par le stade de développement (taille) et par l'espèce pour la durée de la période	Pas de stabilité entre individus
Synchronisation fine périodique	Non	Non, déphasage entre les individus	Déphasage, mais synchronisation locale possible pour la sous-composante micro-site

3.1.4. Typologie des courbes de croissance

Nous allons donc tester l'existence d'un rythme de croissance diamétrique supra-annuel à partir de suivis de croissance en diamètre d'arbres sur 18 ans.

Dans un premier temps, l'intensité de la croissance (accroissement moyen sur la période, écart-type de la série d'accroissements) et la forme des trajectoires seront découplées afin de pouvoir travailler uniquement sur les variations périodiques. Une éventuelle périodicité sera mise en évidence grâce à la décomposition des séries suivant une base périodique orthonormée (Ollier 2004, Ollier et al. 2006), s'exprimant sous la forme « d'orthogramme ».

Une typologie des séries de croissance basée sur la comparaison des orthogrammes sera alors effectuée afin de dégager les différents patrons pour l'ensemble du peuplement.

On testera alors l'effet des espèces et de l'organisation spatiale des individus sur leur appartenance aux différents groupes et le lien entre la typologie établie et des variables complémentaires de taille ou de croissance.

Une typologie par espèces sera également effectuée pour les cinq espèces principales du dispositif d'étude permanent d'Uppangala : *Dipterocarpus indicus*, *Vateria indica*, *Myristica dactyloides*, *Knema attenuata* et *Humboldtia brunonis*.

3.2. Méthode

3.2.1. Données

Les données sont issues du dispositif permanent d'Uppangala présenté dans le chapitre 2. Les dendromètres permanents, dont sont équipés les arbres, permettent une mesure de la circonférence du tronc avec une précision théorique de 0,02 mm.

Entre novembre 1990 et avril 2008, 3804 arbres du dispositif permanent d'Uppangala ont été équipés de dendromètres. Cependant, seuls les arbres situés sur les bandes A, B, C, D, E et sur le plateau H1 sont mesurés depuis 1990 (2968 arbres) ; les autres plateaux ayant été rajoutés en 1992 (H2) et 1993 (H3, R et S). D'autre part, 353 arbres inclus dans le dispositif en 1990 sont morts entre novembre 1991 et avril 2008. Sur les bandes A, B, C, D, E et sur le plateau H1, 362 arbres ayant atteint 30 cm de circonférence après 1990 ont été équipés de dendromètres en 1994, 1998, 2002 et 2007.

Au final, toutes espèces confondues, 2253 arbres ont donc été mesurés régulièrement entre 1990 et 2008.

Pour les espèces principales (*D. indicus*, *V. indica*, *M. dactyloides*, *K. attenuata* et *H. brunonis*), on dispose aussi de mesures ponctuelles de la hauteur totale pour la plupart des individus (Tableau 3-2).

Tableau 3-2. Nombre d'individus dont les mesures sont utilisables et nombre d'individus pour lesquels la hauteur totale a été mesurée au moins une fois.

Espèce	Nombre total d'individus	Hauteur totale mesurée
<i>Dipterocarpus indicus</i>	89	84
<i>Vateria indica</i>	371	321
<i>Myristica dactyloides</i>	267	193
<i>Knema attenuata</i>	110	54
<i>Humboldtia brunonis</i>	316	243

3.2.2. Calcul de l'accroissement annuel et correction des données

La méthode employée pour le calcul et la correction des accroissements annuels est la même qu'au chapitre 2 (cf. § 2.2.3.3.1).

Pour établir une typologie des séries de croissance, on travaille sur des séries synchrones entre les individus, donc il ne devrait pas y avoir d'effet significatif du changement de la période de mesure sur la typologie.

Les données de croissance sont regroupées dans un tableau présentant les accroissements annuels en colonnes, avec une ligne par individu. Certains individus présentent des séries incomplètes (arbre non accessible, dendromètre abîmé ou détaché, arbre pris pour mort, erreur de mesure impossible à corriger, etc.)

Seuls les individus présentant une série complète de 1990 à 2008 sont retenus, soit 2100 arbres appartenant à 89 espèces (Figure 3-2, Tableau 3-3).

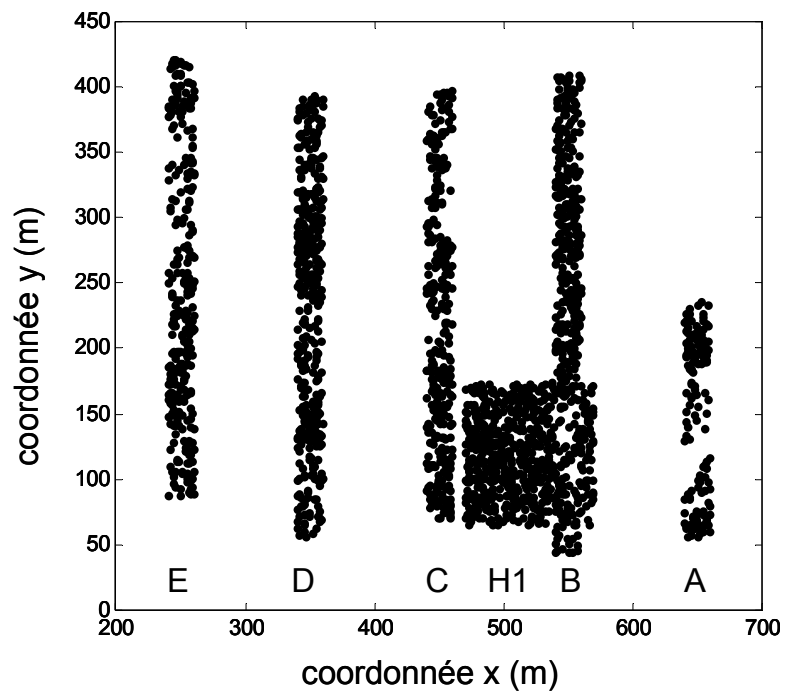


Figure 3-2. Carte de répartition des individus sélectionnés pour l'étude sur le dispositif.

Tableau 3-3. Nombre d'individus présentant une série de croissance complète pour chaque espèce.

espèce	N	espèce	N
<i>Actinodaphne tadulingami</i>	2	<i>Holigarna arnottiana</i>	8
<i>Aglaia barberi</i>	1	<i>Holigarna ferruginea</i>	10
<i>Aglaia jainii</i>	1	<i>Holigarna grahamii</i>	2
<i>Agrostistachys meeboldii</i>	1	<i>Holigarna nigra</i>	5
<i>Alphonsea spl</i>	2	<i>Hopea ponga</i>	18
<i>Antidesma menasu</i>	6	<i>Humboldtia brunonis</i>	316
<i>Antiaris toxicaria</i>	1	<i>Hydnocarpus alpina</i>	33
<i>Aphanamixis polystachya</i>	2	<i>Hydnocarpus pentandra</i>	1
<i>Artocarpus heterophyllus</i>	5	<i>Isonandra lanceolata</i>	1
<i>Artocarpus hirsutus</i>	4	<i>Kingiodendron pinnatum</i>	23
<i>Baccaurea courtalensis</i>	8	<i>Knema attenuata</i>	110
<i>Beilschmiedia wightii</i>	15	<i>Leptonychia moacurroides</i>	2
<i>Blachia denudata</i>	2	<i>Litsea floribunda</i>	3
<i>Blachia umbellata</i>	1	<i>Litsea oleoides</i>	2
<i>Casearia ovata</i>	8	<i>Lophopetalum wightianum</i>	12
<i>Calophyllum polyanthum</i>	9	<i>Mastixia arborea</i>	17
<i>Canarium strictum</i>	4	<i>Mangifera indica</i>	14
<i>Caryota urens</i>	1	<i>Macaranga peltata</i>	2
<i>Chrysophyllum lanceolatum</i>	1	<i>Mallotus philippensis</i>	1
<i>Cinnamomum spl</i>	15	<i>Mallotus tetracoccus</i>	2
<i>Cryptocarya bourdillonii</i>	16	<i>Mesua ferrea</i>	61
<i>Cyathocalyx zeylanicus</i>	2	<i>Memcylon grande</i>	4
<i>Diospyros bourdillonii</i>	8	<i>Microtropis wallichiana</i>	3
<i>Diospyros buxifolia</i>	1	<i>Myristica dactyloides</i>	267
<i>Diospyros ghatensis</i>	4	<i>Myristica malabarica</i>	2
<i>Dipterocarpus indicus</i>	89	<i>Neonauclea purpurea</i>	1
<i>Dimorphocalyx lawianus</i>	43	<i>Nothopegia beddomei</i>	49
<i>Dimocarpus longan</i>	12	<i>Otonephelium stipulaceum</i>	3
<i>Diospyros pruriens</i>	5	<i>Palaquium ellipticum</i>	101
<i>Diospyros sylvatica</i>	17	<i>Pajanelia longifolia</i>	1
<i>Drypetes confertiflorus</i>	1	<i>Persea macrantha</i>	2
<i>Drypetes elata</i>	92	<i>Polyalthia coffeoides</i>	13
<i>Drypetes oblongifolia</i>	1	<i>Polyalthia fragrans</i>	1
<i>Elaeocarpus serratus</i>	1	<i>Pterospermum diversifolium</i>	1
<i>Euonymus indicus</i>	6	<i>Reinwardtiodendron anaimalaiense</i>	61
<i>Fahrenheitia zeylanica</i>	12	<i>Rinorea bengalensis</i>	14
<i>Ficus nervosa</i>	2	<i>Semecarpus auriculata</i>	3
<i>Flacourtia montana</i>	1	<i>Strombosia ceylanica</i>	13
<i>Garcinia gummi-gutta</i>	4	<i>Syzygium gardneri</i>	41
<i>Garcinia morella</i>	30	<i>Syzygium hemisphericum</i>	1
<i>Garcinia talbotii</i>	36	<i>Syzygium lætum</i>	10
<i>Glochidion malabaricum</i>	2	<i>Symplocos racemosa</i>	3
<i>Glycosmis macrocarpa</i>	6	<i>Vateria indica</i>	371
<i>Harpullia arborea</i>	2	<i>Vepris bilocularis</i>	2
<i>Heritiera papilio</i>	8	TOTAL	2100

On peut représenter les trajectoires de croissance diamétrique individuelles en considérant l'accroissement relatif cumulé à chaque pas de temps (Figure 3-3).

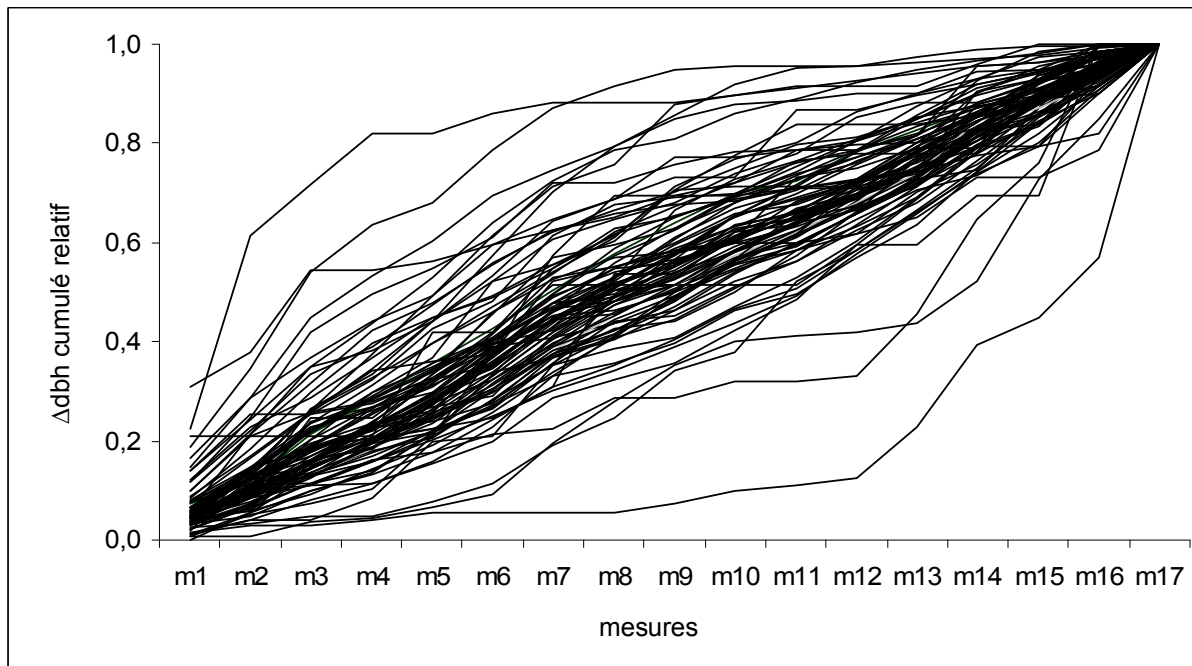


Figure 3-3. Accroissement cumulé relatif par individus pour les 17 mesures effectuées pour *Dipterocarpus indicus*

On peut alors distinguer, qualitativement, trois types de trajectoires :

- deux types opposés définis par des individus présentant un accroissement nettement plus important soit dans les premières années du suivi, soit dans les dernières années du suivi ;
- un type intermédiaire regroupant des individus avec des accroissements plus ou moins réguliers.

On constate alors que les deux premiers types sont très peu représentés et que la majorité des individus se trouvent dans le type intermédiaire. Pour mettre en évidence les différentes trajectoires de croissance observées, il faut donc une étude plus fine des variations de la croissance.

D'autre part, on observe que les accroissements sont très variables d'une année sur l'autre pour un même individu (Figure 3-4).

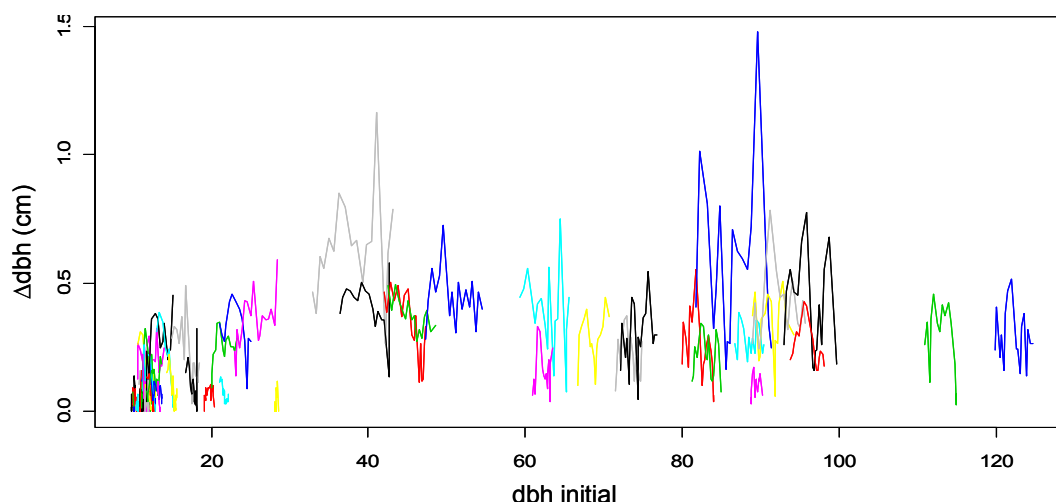


Figure 3-4. Séries de croissance corrigées de quelques individus de *Dipterocarpus indicus* : accroissement mesuré en fonction du diamètre initial à chaque pas de temps.

Les analyses suivantes sont effectuées pour l'ensemble des individus, toutes espèces confondues, puis pour les cinq espèces principales (*Dipterocarpus indicus*, *Vateria indica*, *Myristica dactyloides*, *Knema attenuata* et *Humboldtia brunonis*).

3.2.3. Analyse de la tendance des séries de croissance

On étudie tout d'abord le comportement général des séries individuelles et des moyennes des séries pour l'ensemble des individus et pour chacune des cinq espèces principales. On cherche à savoir s'il existe une tendance à l'augmentation ou à la diminution des accroissements mesurés au cours du temps.

Pour cela, on effectue une régression linéaire sur les séries individuelles et sur les séries moyennes et on regarde si la pente de la régression est significativement différente de zéro.

Il se peut que la tendance générale des séries de croissance ne soit pas linéaire mais on se contente dans un premier temps d'une régression linéaire qui permet de travailler sur les résidus pour étudier les variations périodiques des séries et établir une typologie.

3.2.4. Caractérisation de la structure temporelle des séries de croissance

D'autre part, on veut aussi séparer l'effet « intensité de la croissance » (moyenne) et l'effet forme de la trajectoire de croissance (ce qui inclut les éventuelles périodicités). Les résidus des séries, après extraction de la tendance, sont donc normalisés par rapport à la croissance de chaque individu sur la période. Le centrage des données permet d'éliminer l'effet de l'intensité de la croissance.

De plus, l'écart-type d'une série individuelle augmente avec le Δdbh moyen de la série (Figure 3-5). La normalisation permet aussi de corriger l'hétéroscédasticité des accroissements grâce à la réduction des séries.

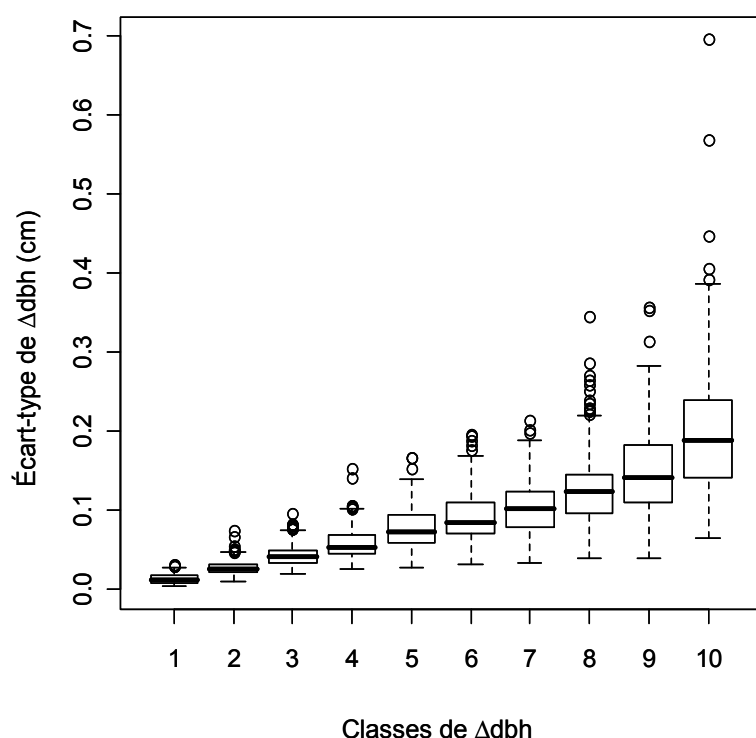


Figure 3-5. Distribution des écarts-type calculés sur les séries de croissance individuelles, les individus sont répartis par groupes de 120 dans des classes de Δdbh moyen croissant.

3.2.4.1. Analyse de la forme des trajectoires de croissance

Pour chaque série transformée, on calcule l'orthogramme, qui correspond à la décomposition de la variance selon une base orthonormée (Ollier 2004). Chacune des composantes de la base orthonormée se rapproche d'une fonction sinus/cosinus d'une fréquence donnée (Figure 3-6). Les distorsions par rapport aux fonctions strictement périodiques telles qu'utilisées en analyse spectrale de Fourier expriment le caractère borné de la fenêtre d'échantillonnage et, si besoin, les irrégularités de l'échantillonnage temporel. Avec une fenêtre d'observation infinie ou très grande (ou si l'on imposait des conditions aux bords périodiques), le principe d'obtention de l'orthogramme redonnerait les bases cosinus et sinus de Fourier (Ollier 2004).

Chaque série de croissance, x , admet une décomposition unique sur les vecteurs b_i de la base orthonormée B :

$$x = \sum_{(i=1, \dots, n)} (r_i b_i)$$

Les r_i correspondent aux corrélations entre la série de croissance et chaque vecteur de la base B . La variance de la série se décompose alors en somme des carrés des corrélations (Ollier 2004). Les r_i sont des grandeurs algébriques alors que les r_i^2 sont des grandeurs positives exprimant des proportions additives de la variance totale (normée à 1) de chaque série de croissance.

L'orthogramme correspond au vecteur des carrés des corrélations (r_i^2) entre la variable et chaque vecteur de la base B .

Les fonctions *orthobasis.circ()* et *orthogram()* développées par S. Ollier dans le package *ade4* de R sont utilisées respectivement pour définir la base orthonormée et pour calculer l'orthogramme d'une série.

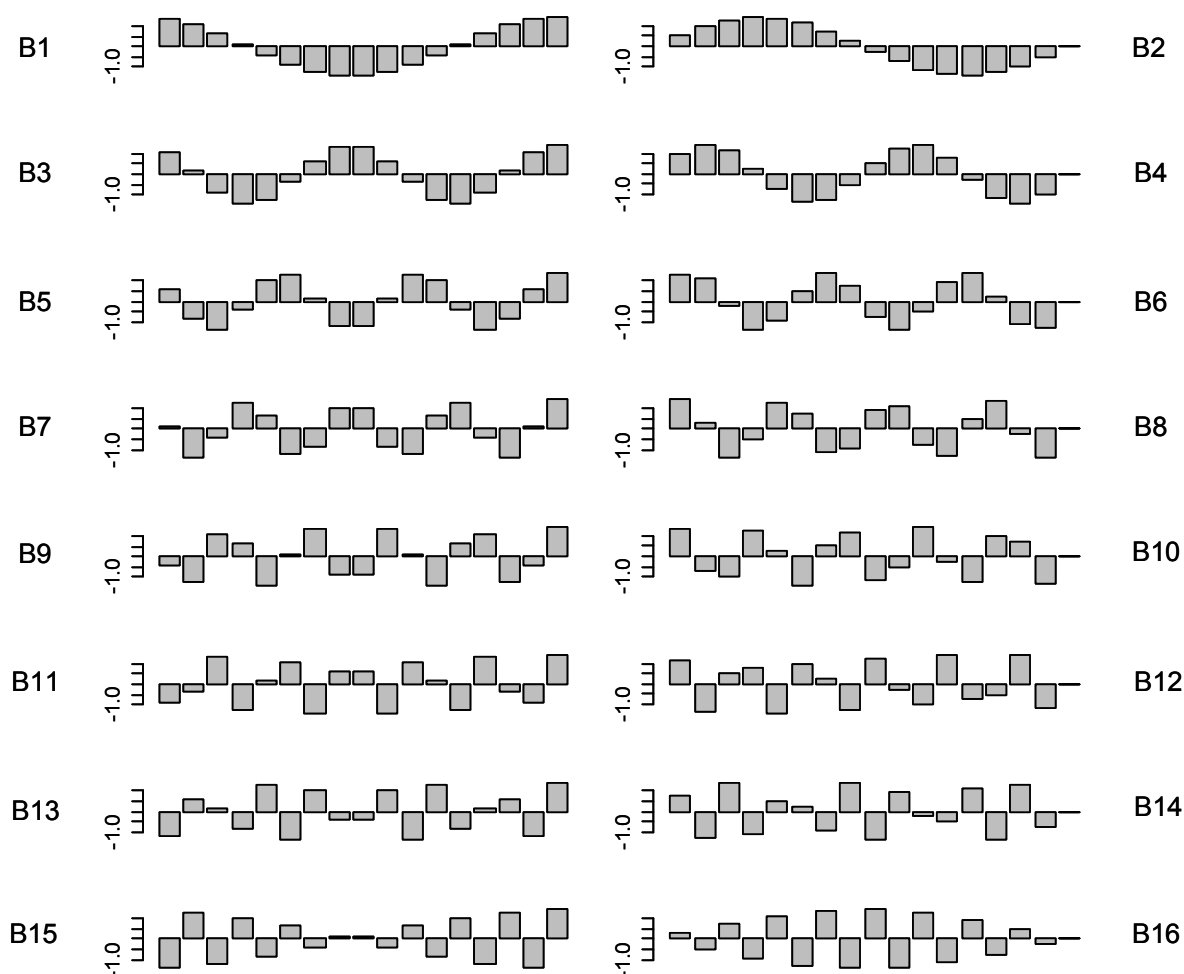


Figure 3-6. Représentation de la base orthonormée associée au calcul de l'orthogramme des séries.

Le calcul de l'orthogramme pour chaque individu permet de définir la structure temporelle de sa série d'accroissements normalisée et de tester l'existence d'un rythme de croissance particulier, ou d'autres caractéristiques de cette série.

Ainsi, une périodicité de deux ans correspond à une alternance « une année de forte croissance » / « une année de faible croissance ». Ce type de périodicité s'exprime à la fois sur les composantes 15 et 16 et plus marginalement sur les composantes 13 et 14 (Figure 3-6).

Une alternance « trois années de forte croissance » / « trois années de faible croissance » sera définie comme une périodicité de six ans. Elle est exprimée par les composantes 5 et 6.

On note que les vecteurs de la base peuvent être présentés par paires homologues (en termes de fréquences) qui expriment et permettent de mesurer des effets de rythmicité plus ou moins marqués entre individus (Figure 3-6).

Deux composantes « impaire » et « paire » homologues expriment la même périodicité, les valeurs de l'orthogramme seront donc regroupées par couple de vecteurs de même fréquence. On obtient alors le « périodogramme » de la série (en toute rigueur c'est un abus de langage par rapport au périodogramme de Fourier, justifié par le fait que l'interprétation est qualitativement la même).

Dans notre cas, les deux premiers vecteurs ne seront pas regroupés pour la suite de l'analyse car ils n'expriment pas réellement une périodicité mais plutôt deux formes complémentaires de la tendance générale observée sur la totalité de la période de suivi.

3.2.4.2. Typologie des séries de croissance

Nous voulons réaliser une typologie de la forme des trajectoires de croissance individuelles puis tester l'effet de différents paramètres (espèce, localisation géographique...), ce qui appelle une comparaison systématique de tous les orthogrammes. Ceci est effectué au moyen d'une analyse en composantes principales réalisée à l'aide de la fonction *dudi.pca()* du package *ade4* de R sur les valeurs de l'orthogramme groupées par paires pour les composantes 3 à 16 et conservées telles quelles pour les deux premières composantes de la base orthonormée. Nous retenons une ACP normée pour éviter la trop forte influence des deux premières composantes (voir Ollier 2004 et Ollier et al. 2003 pour une analyse plus approfondie).

Afin de regrouper les individus présentant des séries avec une structure temporelle proche, une classification sur les résultats de l'ACP est effectuée par une méthode *k-means* (Hartigan and Wong 1979). Les observations sont divisées en *k* groupes tels que la somme des carrés de la distance de chaque point au centre estimé de son groupe est minimisée.

Pour cela, la fonction *kmeans()* du package *stats* de R est utilisée. Plusieurs niveaux de classification ont été testés et une classification en trois groupes a été retenue dans tous les cas.

Si un groupe est défini par une seule des deux premières composantes (composante 1 ou composante 2), non regroupées, on peut dire que les séries d'accroissements de tous les individus rassemblés dans ce groupe présentent la même structure temporelle (marquée par la tendance générale) et sont synchrones. On pourra donc retenir l'hypothèse d'un effet exogène (probablement climatique) sur la structure temporelle de la croissance.

Si un groupe est défini par un couple de composantes ou un ensemble de couples adjacents, il regroupe soit des individus dont la périodicité est exprimée par toutes les composantes, soit des individus dont la périodicité est exprimée majoritairement par une composante d'un des couples.

Dans ce cas, il est intéressant d'essayer de décomposer à nouveau ce groupe pour savoir dans quel cas de figure on se trouve (une composante ou plusieurs composantes influentes). En effet, dans le deuxième cas, si les individus d'un même groupe sont bien répartis entre les différentes composantes, cela signifie qu'ils présentent une périodicité du même ordre de grandeur mais avec des déphasages possibles dans le temps. Cela tendrait à signifier que la périodicité exprimée n'est pas gouvernée par des facteurs exogènes (climat surtout), sinon les séries seraient synchronisées.

On effectuera alors une nouvelle ACP sur les individus de ce groupe, en éliminant les composantes 1 et 2 qui représentent une structure particulière et en conservant les autres composantes séparément (c'est-à-dire en dissociant les couples homologues par la période).

Sur les groupes définis par la classification réalisée à partir de l'ACP des orthogrammes, on pourra tester pour l'ensemble des espèces, puis pour chaque espèce principale :

- la structure temporelle de chaque groupe en fonction de l'orthogramme moyen des groupes ;
- le lien entre les groupes définis et des variables supplémentaires telles que le dbh, l'accroissement total et l'écart-type des accroissements, ainsi que la hauteur et le rapport hauteur/diamètre pour les espèces principales ;
- l'effet espèce testé en réalisant une ACPVI (ACP sur variables instrumentales³) et en comparant avec l'ACP générale sur les individus (seulement pour l'ensemble des espèces) ;
- l'effet de la distribution spatiale testé seulement pour l'ensemble des espèces grâce à la méthode de Ripley (Diggle 1983).

3.2.4.2.1. Caractérisation des groupes

Un orthogramme moyen est calculé sur l'ensemble des individus et sur chaque groupe. L'orthogramme moyen correspond à la moyenne par composante des orthogrammes individuels. Il permet de mettre en évidence quelles composantes de l'orthogramme interviennent le plus dans la définition de chaque groupe.

Trois tests non paramétriques sont ensuite mis en œuvre sur chaque groupe pour tester la structure observée dans l'orthogramme moyen par rapport à l'hypothèse nulle d'absence de structure, soit une distribution uniforme de la variance sur toutes les composantes (Ollier 2004, Ollier et al. 2006) :

- $R2Max = \max(r_1^2)$: prend une valeur élevée quand une grande part de la variance est expliquée par une seule composante de la base orthonormée. Une valeur élevée significative de $R2Max$ traduit donc l'existence d'une structure à un seul niveau, correspondant à une périodicité précise.
- $SkR2k = \sum_{(i=1, \dots, n-1)} (i * r_i^2)$: la valeur de $SkR2k$ est petite si la variance est accumulée dans les premières composantes (longues périodes) et grande si elle est accumulée dans les dernières composantes (périodes brèves).
- $DMax = \max_{(m=1, \dots, n-1)} [\sum_{(j=1, \dots, m)} (r_j^2) - (m/n-1)]$: mesure la position de l'écart maximum entre la variance cumulée et l'hypothèse nulle d'une absence de structure (distribution uniforme de la variance sur toutes les composantes de la base).

Chaque statistique est d'abord calculée sur l'orthogramme moyen du groupe. Pour exprimer l'hypothèse nulle d'absence de structure temporelle, 999 permutations aléatoires des années sont réalisées (permutation identique pour tous les individus) et les quatre statistiques sont recalculées pour chaque permutation.

La statistique calculée sur les données observées est ensuite comparée à la distribution de la statistique estimée sur les données permutées à l'aide de la fonction *randtest()* du package *ade4* de R.

La P-value renvoyée par le test de l'hypothèse nulle correspond à la probabilité qu'une permutation aléatoire donne une valeur de la statistique d'intérêt au moins égale à la valeur observée. Par exemple, si le test sur $R2Max$ donne 500 permutations aléatoires conduisant à une valeur qui dépasse le $R2Max$ observé, la probabilité de rejet de l'hypothèse nulle

³ Encore connue sous le nom de *Redundancy Analysis* (Legendre and Legendre 1998)

d'absence de structure (P-value) est $500/999 = 0,5$. La structure observée est alors considérée comme non significative. Au contraire, si seulement 10 permutations atteignent ou dépassent la valeur observée, la P-value vaut $10/999 = 0,01$; le test est alors significatif.

La combinaison de l'analyse visuelle de l'orthogramme moyen et de l'ensemble des tests non paramétriques réalisés permet d'interpréter la structure temporelle de chaque groupe (structure significative à un seul niveau, structure diffuse significative ou structure non significative) et de définir la période du groupe (composante ou ensemble de composantes les plus représentées).

3.2.4.2.2. Analyse des résultats par rapport à des variables de croissance « concomitantes »

Pour l'ensemble des espèces, on dispose grâce aux séries de croissance d'informations supplémentaires qui ne sont pas utilisées pour réaliser la typologie des séries de croissance : le dbh initial, l'accroissement total (1990-2008) et l'écart-type des accroissements.

Le test non paramétrique de Kruskal-Wallis est utilisé pour tester l'identité des groupes suivant ces variables. On utilise la fonction *kruskal.test()* du package *stats* de R.

On dispose également de mesures ponctuelles de la hauteur totale du tronc pour la plupart des individus, ce qui permet de tester de la même manière la relation entre les groupes définis dans la typologie et la hauteur ou le rapport hauteur/dbh (élancement) qui est plus représentatif du stade de développement d'un individu que le dbh seul ou la hauteur seule.

3.2.4.2.3. Test de l'effet « espèce » sur la structure temporelle des trajectoires

L'effet sur les valeurs de l'orthogramme est tout d'abord testé. A partir de l'analyse de la variabilité des orthogrammes des individus par ACP, il est ensuite nécessaire de vérifier dans quelle mesure cette variabilité peut être expliquée par l'identité spécifique des individus. Pour cela on a recours à une ACP sur « variables instrumentales » encore appelée Redundancy Analysis (RDA, Legendre and Legendre 1998).

Dans ce type d'analyse, les valeurs du tableau sont ajustées par régression linéaire simple (moindres carrés) en utilisant comme variables explicatives, les 89 variables binaires codant l'appartenance des individus aux espèces.

L'ACPVI est l'ACP du tableau des valeurs approchées dont l'inertie (variance totale) correspond à l'inertie de l'ACP expliquée par le tableau des espèces. Ainsi le ratio $R = \text{Inertie(ACPVI)} / \text{Inertie(ACP)}$ donne la proportion d'inertie de l'ACP expliquée par les espèces (équivalent au R^2 d'une régression multiple). La pertinence de cette valeur est testée par permutations aléatoires des individus par rapport aux espèces (lignes du tableau des variables binaires codant les espèces). La probabilité de rejet de l'hypothèse nulle d'absence d'un effet espèce (P-value) correspond à la proportion de permutations aléatoires qui donnent un ratio R supérieur ou égal au ratio observé.

L'effet sur la distribution des individus dans chaque groupe est ensuite testé. Un test chi-deux de Pearson est réalisé sur les espèces de plus de 60 individus pour tester si la répartition des individus dans les trois groupes déterminés par la typologie pour chaque espèce est différente de l'ensemble des individus.

3.2.4.2.4. Test de la structuration spatiale des groupes.

On utilise la fonction *intertype L12(d)* (Lotwick and Silverman 1982, Diggle 1983) pour caractériser la structure spatiale des groupes d'individus déterminés par la typologie des courbes de croissance relativement à la structure spatiale des arbres pris en compte. La fonction *L12(d)* donne l'espérance, normalisée par la densité, du nombre de voisins de type 2

qui se trouvent à une distance inférieure à d d'un voisin de type 1. La méthode nécessite donc de connaître la position de tous les individus en coordonnées (x,y) sur le dispositif d'étude, ce qui est le cas à Uppangala (cf. Figure 3-2). La fonction intertype calculée à partir du semis de points observé est ensuite comparée aux valeurs attendues de cette fonction sous l'hypothèse nulle d'une distribution aléatoire des types conditionnellement à la structure spatiale observée (hypothèse dite du Random Labelling, Goreaud and Pélissier 2003). On construit pour cela un intervalle de confiance à 1% de l'hypothèse nulle, obtenu à partir de 1000 permutations aléatoires des étiquettes des groupes, sans changer la structure spatiale du semis des arbres pris en compte dans la typologie. Lorsque la valeur de $L12(d)$ est plus basse que la limite inférieure de l'intervalle de confiance, c'est qu'on rencontre en moyenne significativement moins de voisins de type 2 à une distance inférieure à d d'un point de type 1 qu'en cas de distribution aléatoire des types ; il y a répulsion des deux types de marques. Inversement, lorsque la valeur de $L12(d)$ est plus haute que la limite supérieure de l'intervalle de confiance, c'est qu'on rencontre en moyenne significativement plus de voisins de type 2 à une distance inférieure à d d'un point de type 1 qu'en cas de distribution aléatoire des types ; il y a attraction des deux types de marques.

Dans notre cas les fonctions intertype sont calculées de 0 à 25 m par pas de 1 m avec une correction locale des effets de bord (cf. Goreaud and Pélissier 1999). Mais étant donnée la largeur des bandes (20 m), il vaut mieux rester prudent dans l'interprétation au-delà de 10 m. Les calculs sont effectués en utilisant la fonction *k12fun()* du package *ads* pour R (Pélissier and Goreaud 2009).

3.3. Résultats

3.3.1. Toutes espèces confondues

3.3.1.1. Tendance des séries de croissance

Toutes espèces confondues, la moitié des séries d'accroissements (1052 sur 2100) présente une tendance linéaire avec une pente significative. Parmi ces 1052 individus, la pente est négative pour 941 individus et positive pour 111 individus.

La série représentant la moyenne des accroissements annuels présente elle-même une tendance linéaire négative significative (Figure 3-7, cf. 2.3.3.1).

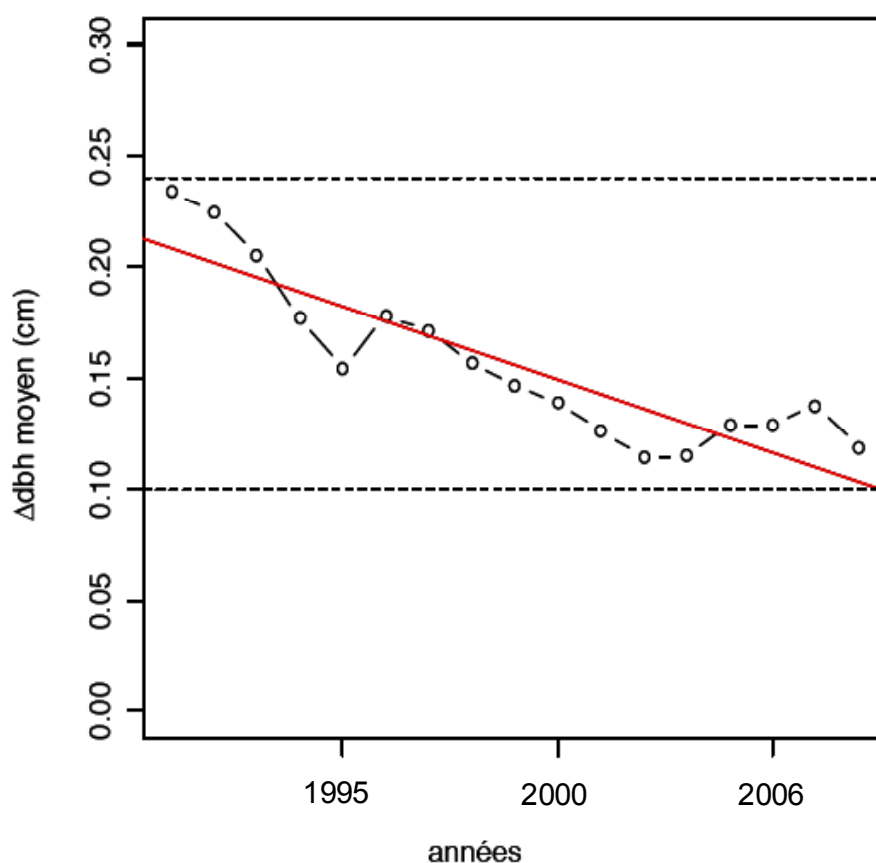


Figure 3-7. Evolution de la moyenne de l'accroissement annuel entre 1990 et 2008 sur 2100 individus appartenant à 89 espèces (accroissements corrigés) et régression linéaire effectuée sur la série des moyennes (reproduction de la Figure 2-12).

On observe aussi que pour les années où l'accroissement moyen est le plus faible, l'amplitude de variation des accroissements mesurés a tendance à diminuer (Figure 3-8).

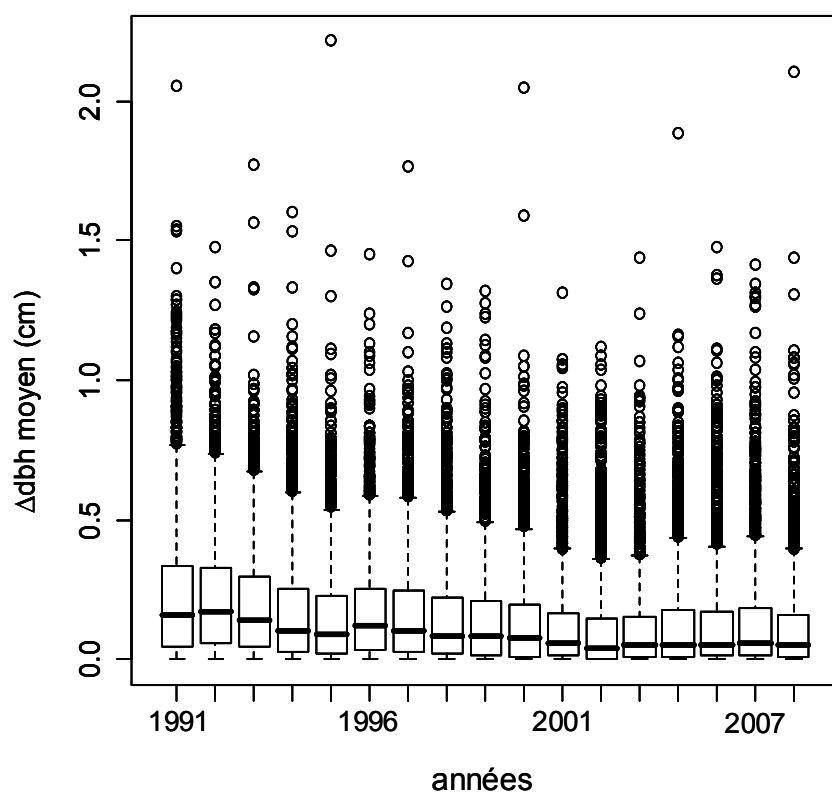


Figure 3-8. Distribution des accroissements annuels corrigés des 2100 individus entre 1990 et 2008 (médiane, quartiles inférieur et supérieur, limites inférieure et supérieure).

Les analyses effectuées au chapitre 2 montrent que la diminution de la croissance n'apparaît pas liée aux précipitations totales annuelles.

3.3.1.2. Typologie des séries de croissance

La classification des individus à partir des résultats de l'ACP réalisée sur l'orthogramme (Figure 3-9) met en évidence un groupe lié à la première composante de l'orthogramme (groupe 1), un groupe lié aux composantes 2 à 6 (groupe 2) et un groupe lié aux composantes 7 à 16 (groupe 3).

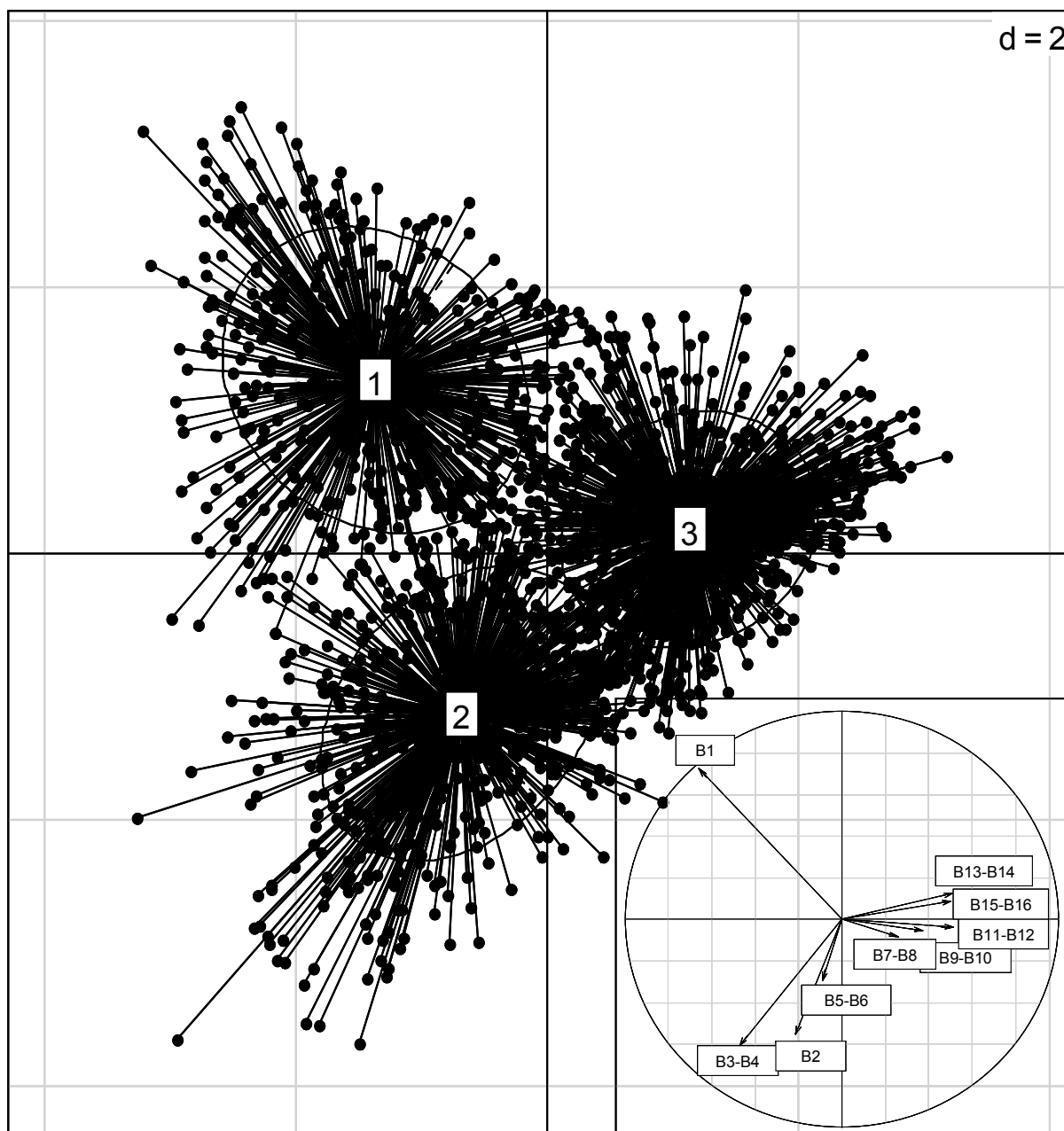


Figure 3-9. Projection des trois groupes déterminés par classification sur les résultats de l'ACP et des variables de l'ACP pour les 89 espèces (2100 individus). Les variables sur le cercle des corrélations sont les bases de l'orthogramme.

On observe d'après l'orthogramme moyen du groupe 1 que ce groupe est essentiellement défini par la composante 1 (Figure 3-10). Cette composante traduit une structure de l'ordre de grandeur de la fenêtre d'observation et il est préférable de ne pas l'interpréter en termes de périodicité.

Les tests effectués sur la structure temporelle confirment que ce groupe présente une structure significative à un seul niveau (Tableau 3-4).

En effet, le R2Max significatif montre qu'une seule composante de la base orthonormée (en l'occurrence la première composante) prend une valeur significativement supérieure à celle de l'hypothèse nulle. D'autre part, la faible valeur du SkR2k souligne que la variance est significativement accumulée dans les premières composantes et le DMax révèle que l'écart maximum entre la variance cumulée et l'hypothèse nulle est important.

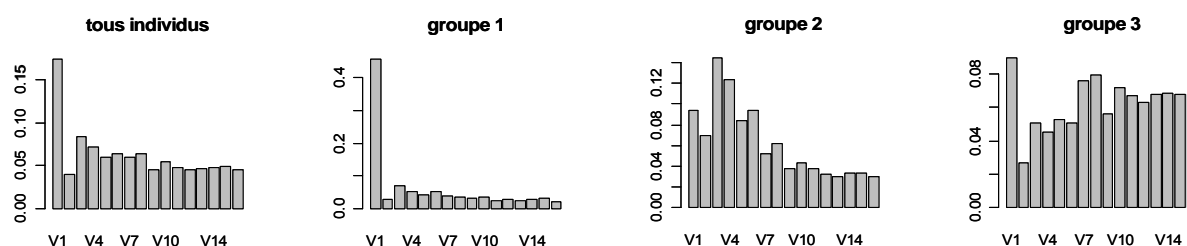


Figure 3-10. Orthogrammes moyens de l'ensemble des individus et de chaque groupe pour les 89 espèces.

Tableau 3-4. Résultats des tests sur l'orthogramme pour les 89 espèces.

groupe	test	Valeur observée	Valeur attendue	p-value
1	R2Max	0,46	0,17	0,001
	SkR2k	4,77	8,50	0,001
	DMax	0,40	0,076	0,001
2	R2Max	0,14	0,10	0,003
	SkR2k	6,40	8,50	0,001
	DMax	0,24	0,035	0,001
3	R2Max	0,090	0,078	0,019
	SkR2k	8,86	8,50	0,033
	DMax	0,027	0,017	0,39

L'orthogramme moyen du groupe 2 présente une structure périodique diffuse (exprimée sur plusieurs bases) : les valeurs des composantes 3 à 6 sont élevées (Figure 3-10).

Le R2Max significatif met en évidence la valeur particulièrement élevée de la composante 3 et les tests du SkR2k et du DMax également significatifs confirment que ces composantes cumulent une grande partie de la variance décomposée (Tableau 3-4).

Les individus de ce groupe présentent donc une périodicité de l'ordre de 6-8 ans.

L'orthogramme moyen du groupe 3 présente une structure très diffuse (Figure 3-10).

La première composante de la base orthonormée est également celle qui prend la valeur la plus élevée (test du R2Max légèrement significatif), cependant, d'après la valeur du SkR2k, la variance s'accumule plutôt sur les dernières composantes. Les dernières composantes correspondent à une périodicité plus courte (2 ans pour les deux dernières bases, 3 ans pour les précédentes).

Les tests du SkR2k et du DMax ne sont pas significatifs pour ce groupe (Tableau 3-4).

Le groupe deux est le seul qui présente une structure diffuse significative. Afin de mieux définir la composition de ce groupe et de tester l'existence d'un déphasage entre les individus qui le composent, une ACP est réalisée sur les composantes 3 à 16 non groupées pour les seuls individus de ce groupe.

Dans le plan défini par les deux premières composantes, l'opposition entre B3 et B4 est clairement révélatrice du déphasage entre les individus du groupe 2. À un degré moindre, la faible corrélation entre B5 et B6 illustre aussi ce déphasage entre les individus (Figure 3-11).

Si on effectue une classification des individus du groupe 2 en quatre sous-groupes par la méthode des kmeans, les quatre sous-groupes déterminés sont corrélés chacun à une des composantes définissant le groupe 2 : les composantes 3 à 6 de la base orthonormée (Figure 3-12).

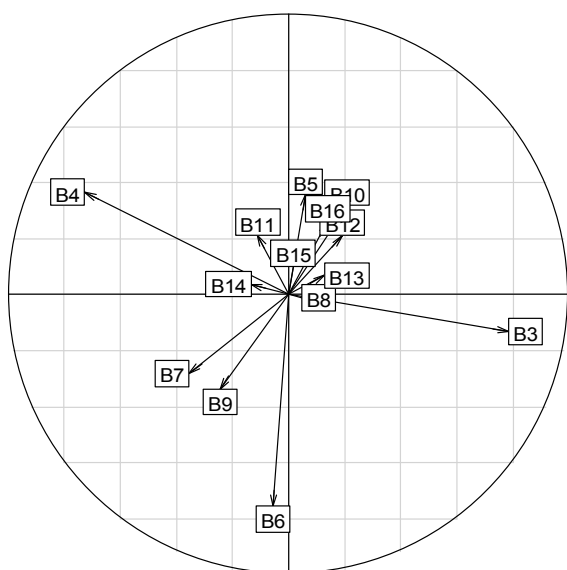


Figure 3-11. Projection des variables de l'ACP réalisée sur les composantes 3 à 16 non groupées pour les individus du groupe 2 défini sur les 89 espèces.

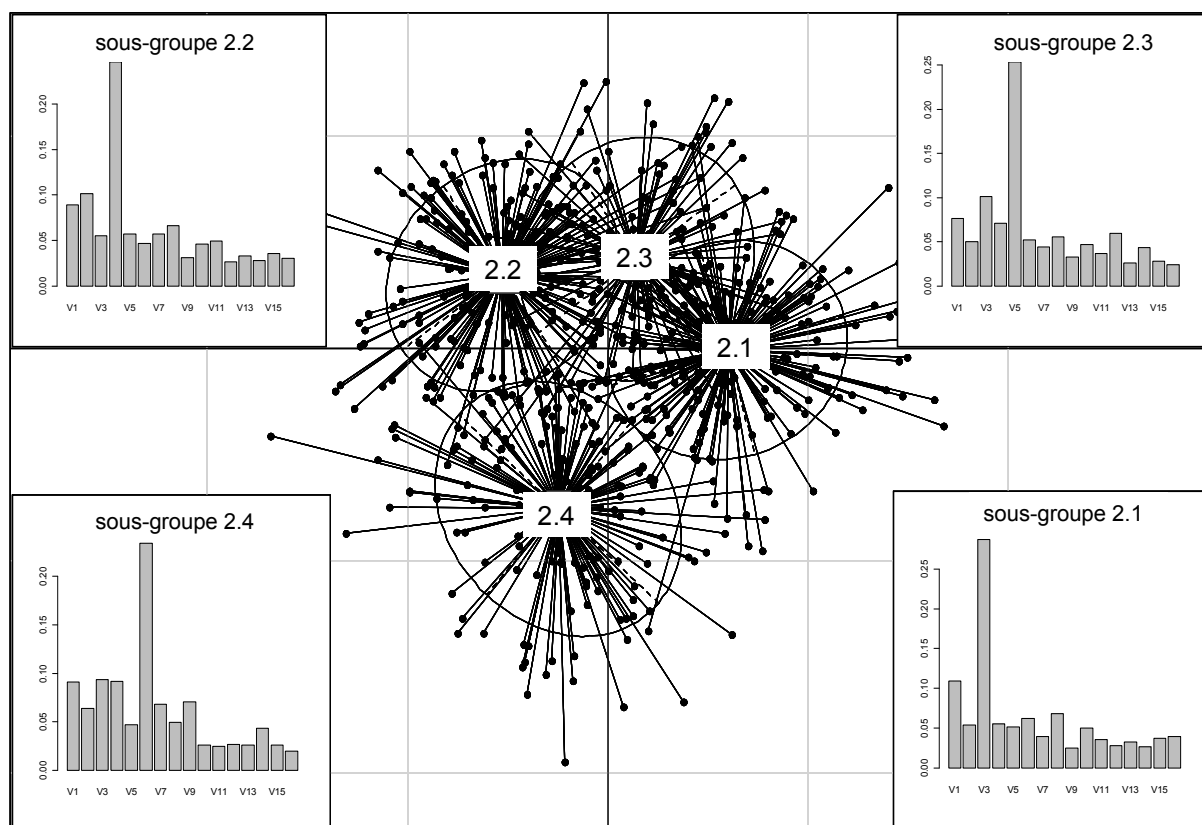


Figure 3-12. Projection des quatre sous-groupes déterminés par classification sur les résultats de l'ACP réalisée sur les composantes 3 à 16 non groupées pour les individus du groupe 2 et orthogrammes moyens de chaque sous-groupe.

208 séries individuelles sont fortement définies par la composante 3 (sous-groupe 2.4), 197 par la composante 4 (sous-groupe 2.3), 103 par la composante 5 (sous-groupe 2.2) et 145 par la composante 6 (sous-groupe 2.1).

L'orthogramme moyen de chacun des sous-groupes illustre bien la dominance d'une seule composante de la base orthonormée dans l'expression d'une périodicité (Figure 3-12).

3.3.1.3. Test de l'effet espèce

3.3.1.3.1. Résultats de l'ACPVI

L'inertie totale de l'ACP normée de référence est de 16 (comme le nombre de variables, donc de composantes de la base orthonormée). L'inertie projetée sur la variable qualitative « instrumentale » codant l'appartenance aux espèces n'est que de 0,2401 ce qui représente seulement 1,5% de l'inertie de référence. Le test de permutation sur les individus par rapport aux espèces confirme que l'appartenance aux espèces n'est pas un facteur explicatif significatif de la variabilité des orthogrammes individuels puisque la valeur projetée observée est dépassée pour 44% des 300 permutations aléatoires réalisées ($P = 0,44$).

Les taux de dépassement par composantes ne montrent pas non plus de résultat significatif sur une composante particulière. Les quelques composantes qui ne sont pas souvent dépassées (Tableau 3-5) n'exprime pas de logique générale.

Tableau 3-5. Pourcentage de dépassement par composantes.

Composante	P-value
1	0,82
2	0,76
3	0,12
4	0,19
5	0,91
6	0,33
7	0,70
8	0,44
9	0,63
10	0,64
11	0,85
12	0,11
13	0,31
14	0,15
15	0,083
16	0,54

L'analyse du cercle des corrélations confirme les résultats des tests préalables et montre l'absence de structure interprétable (Figure 3-13).

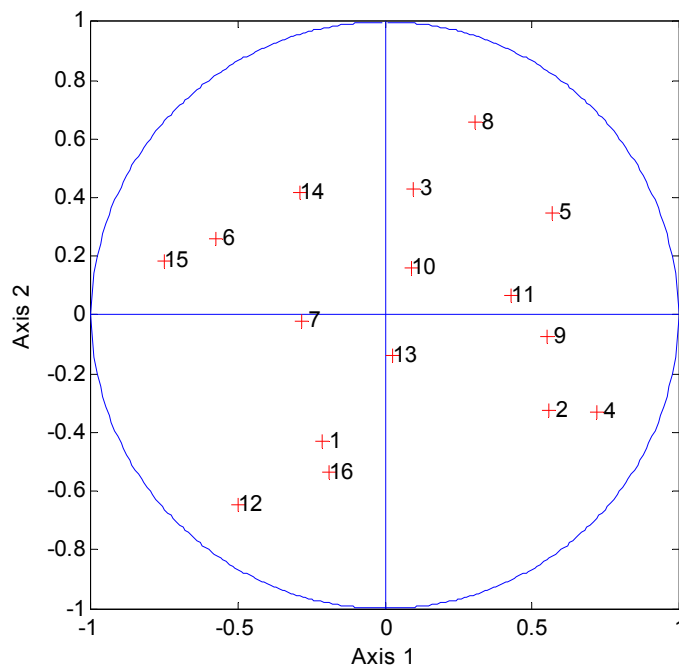


Figure 3-13. Cercle des corrélations avec mention de la numérotation des bases orthonormées.

3.3.1.3.2. Fréquence des espèces dans chaque groupe

Sur les espèces de plus de 60 individus, la répartition des individus entre les trois groupes déterminés par la classification sur les résultats de l'ACP est variable selon les espèces (Tableau 3-6).

Tableau 3-6. Fréquence par groupe pour les espèces de plus de 60 individus et pour les 2100 individus et résultats du test chi-deux de Pearson comparant la distribution des individus dans les groupes entre chaque espèce et l'ensemble des individus.

espèces	effectif	groupe 1	groupe 2	groupe 3	chi-deux	P-value
<i>Dipterocarpus indicus</i>	89	19%	35%	46%	0,86	0,65
<i>Drypetes elata</i>	92	9%	23%	68%	18,99	<0,001
<i>Humboldtia brunonis</i>	316	16%	24%	60%	22,37	<0,001
<i>Knema attenuata</i>	110	42%	26%	32%	21,76	<0,001
<i>Mesua ferrea</i>	61	28%	51%	21%	16,08	<0,001
<i>Myristica dactyloides</i>	267	24%	38%	38%	7,21	0,027
<i>Palaquium ellipticum</i>	101	24%	34%	43%	0,54	0,77
<i>Reinwardtiodendron anaimalaiense</i>	61	23%	34%	43%	0,054	0,97
<i>Vateria indica</i>	371	26%	31%	43%	2,57	0,28
Total	2100	23%	31%	46%	-	-

Quatre espèces ont une répartition des individus dans les trois groupes significativement différente de la répartition moyenne ($P < 0,001$, cf. Tableau 3-6). *D. elata* et *H. brunonis* sont majoritairement dans le groupe 3 qui présente une tendance non significative à l'accumulation de variance sur les dernières bases (périodicité courte). *K. attenuata* présente un nombre d'individus plus important que la moyenne dans le groupe 1 qui est plutôt associé à la tendance générale du peuplement. *M. ferrea* présente un nombre d'individus plus important que la moyenne dans le groupe 2 qui regroupe les individus exprimant une périodicité de 6 ou 8 ans.

M. dactyloides présente une différence légèrement significative de la répartition des individus dans les trois groupes par rapport à l'ensemble des individus ($P < 0,05$; cf. Tableau 3-6).

Les autres espèces, notamment *D. indicus* et *V. indica*, ont une répartition des individus dans les groupes semblable à celle de l'ensemble des individus.

3.3.1.4. Test de l'existence d'une structuration spatiale des groupes

On observe une répulsion significative des individus du groupe 1 par rapport à ceux du groupe 2 à partir de 7 m (Figure 3-14) et par rapport à ceux du groupe 3 à partir de 4 m (Figure 3-15). Il n'y a pas d'effet significatif (attraction ou répulsion) entre les individus du groupe 2 et ceux du groupe 3.

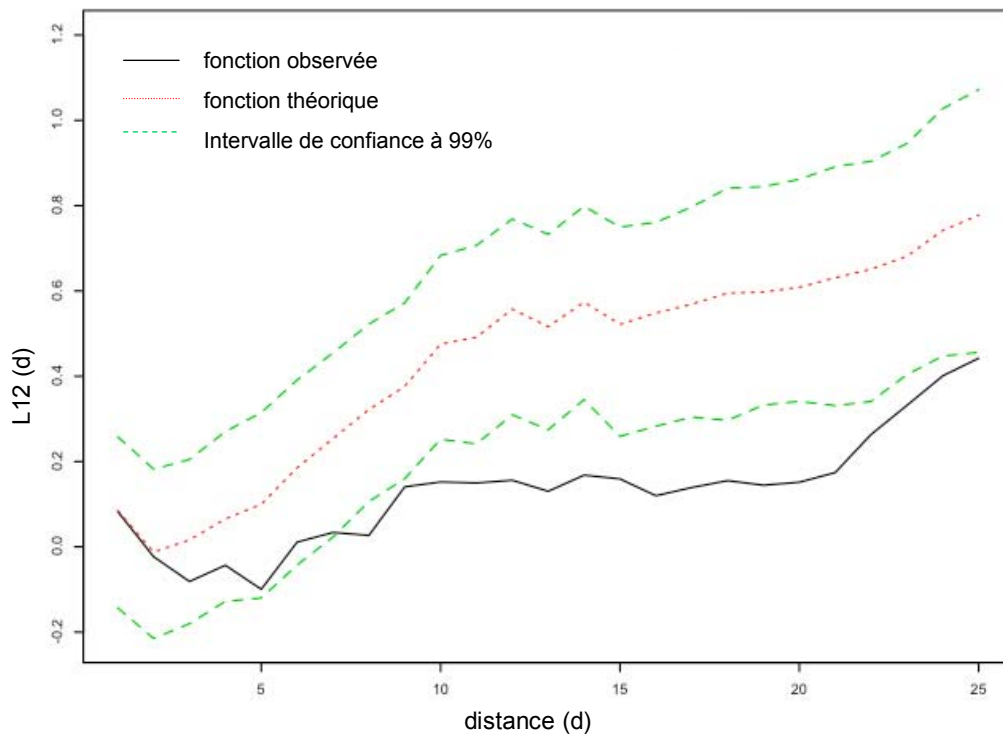


Figure 3-14. Fonction intertype de la structure spatiale des individus du groupe 1 relativement aux individus du groupe 2.

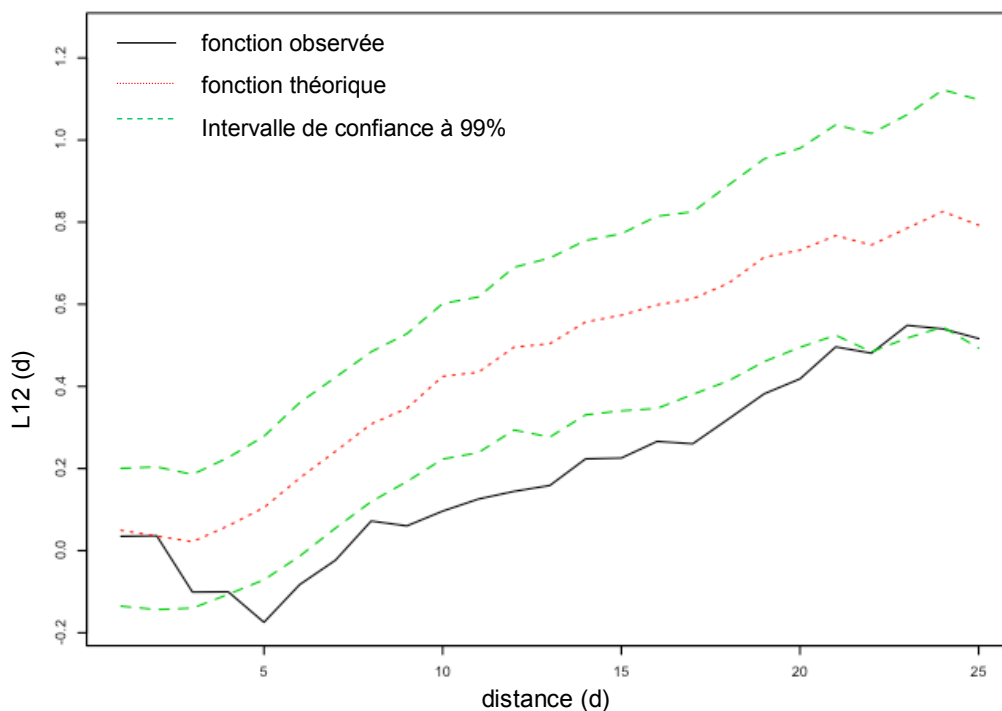


Figure 3-15. Fonction intertype de la structure spatiale des individus du groupe 1 relativement aux individus du groupe 3.

De plus, on observe un effet répulsif au-delà de 5 m des individus du groupe 1 par rapport à l'ensemble des individus des groupes 2 et 3 (Figure 3-16) : il y a moins de voisins du groupe 2 ou 3 dans un rayon de 5 à 20 m autour des individus du groupe 1 qu'attendu si la distribution des types était aléatoire.

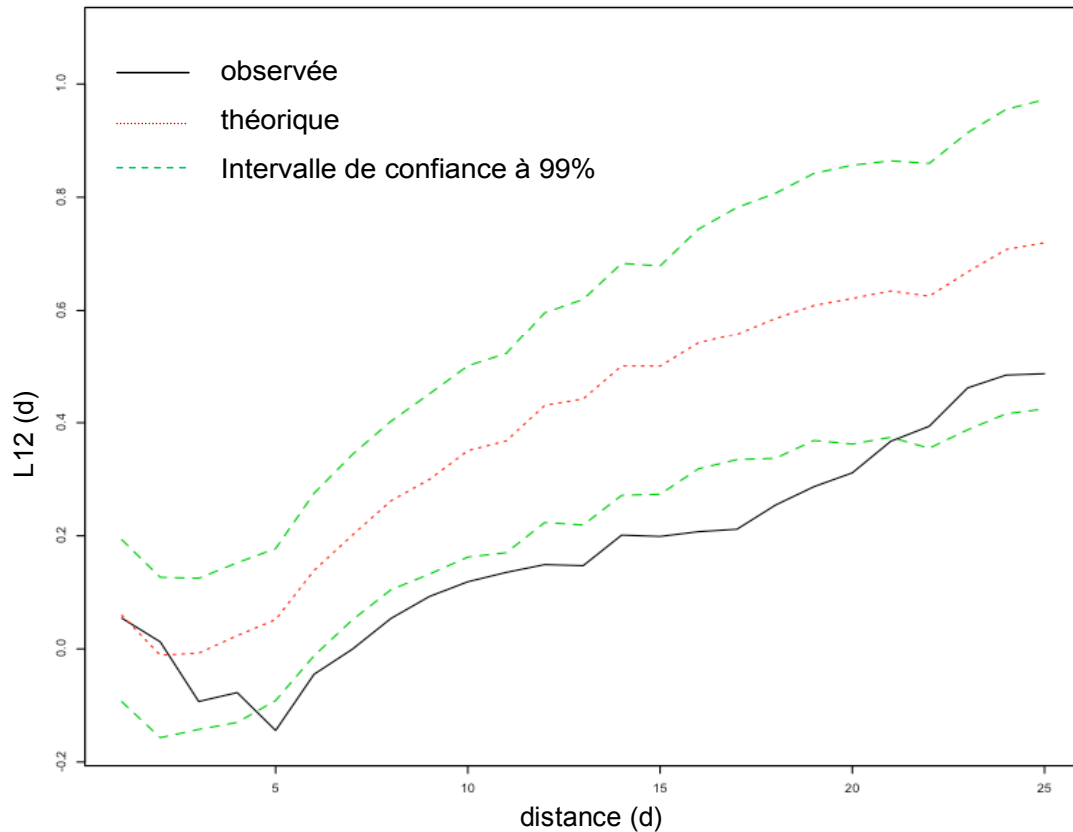


Figure 3-16. Fonction intertype de la structure spatiale des individus du groupe 1 relativement à l'ensemble des individus des groupes 2 et 3.

Sur la Figure 3-17 les cercles blancs correspondent aux individus du groupe 1 qui ont moins de voisins des groupes 2 et 3 qu'attendu dans un rayon de 5 m. Plus le cercle est grand, plus la contribution à l'effet de répulsion à 5 m est importante. On remarque que ces individus du groupe 1 forment des agrégats d'une dizaine de mètres de rayon.

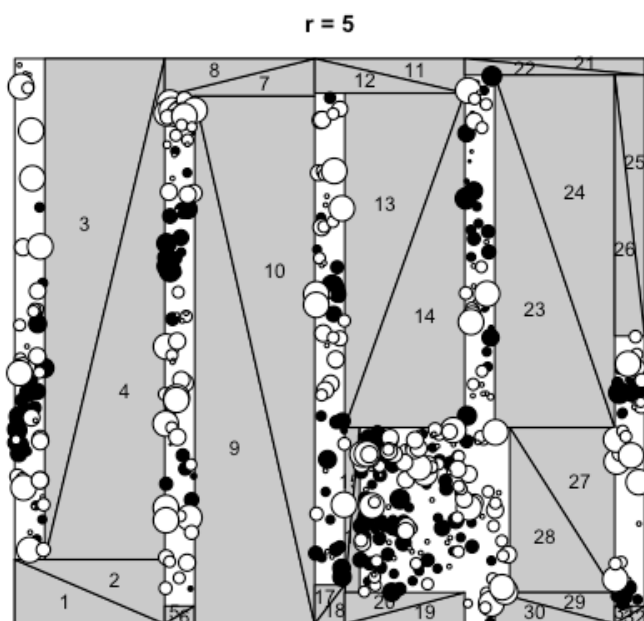


Figure 3-17. Carte des valeurs individuelles de la fonction intertype du groupe 1 vs. groupe 2-groupe 3 pour les points du groupe 1.

Le groupe 1 est donc le seul qui paraît lié à la localisation spatiale des individus. A priori le groupe 1 rassemble les séries avec une structure de l'ordre de grandeur de la fenêtre d'observation. Il pourrait donc correspondre à des individus exprimant une tendance non linéaire de la croissance, que l'on retrouve dans les résidus après extraction de la tendance. De plus, les individus de ce groupe sont essentiellement définis par la première composante de la base orthonormée ; la deuxième composante, qui correspond aussi à une structure de l'ordre de grandeur de la fenêtre d'observation n'est pas explicative pour ce groupe. Les individus du groupe 1 sont donc en phase, montrant une structure synchrone de même nature.

3.3.1.5. Effet de la taille, de l'accroissement total et de la variabilité de l'accroissement

Le dbh initial n'est pas significativement différent entre les trois groupes (Tableau 3-7, Figure 3-18). Les différents groupes ne correspondent donc pas à des classes de taille différentes. Cependant, il est important de souligner que cette analyse rassemble des espèces de sous-bois, de canopée et émergentes. Dans ce cas, le dbh correspond à des situations très différentes entre les espèces en termes d'âge approximatif, d'accès au milieu lumineux favorable, etc.

Les trois groupes distingués ne correspondent pas non plus à des classes d'accroissement global différentes ou à des groupes présentant une plus ou moins grande variabilité de l'accroissement autour de sa moyenne pendant la période de suivi (Tableau 3-7, Figure 3-18).

Tableau 3-7. Résultats du test de Kruskal-Wallis pour les 89 espèces.

variable	effectif	Kruskal-Wallis chi-2	p-value
Dbh initial	2100	0,68	0,71
Accroissement total	2100	1,19	0,55
Ecart-type accroissement	2100	1,00	0,61

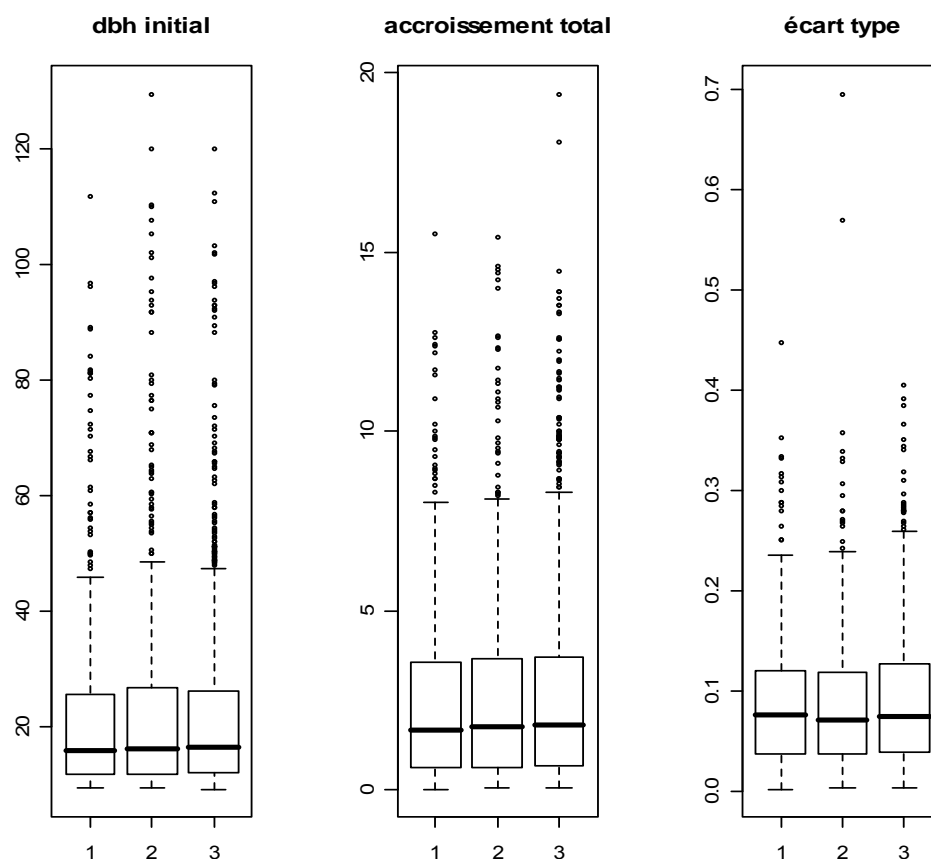


Figure 3-18. Distributions des variables supplémentaires de taille et de croissance par groupes pour les 89 espèces.

3.3.2. Analyse des cinq espèces principales

3.3.2.1. Tendance des séries de croissance pour les cinq espèces principales

Concernant les espèces principales, 31% des *D. indicus*, 56% des *V. indica*, 54% des *M. dactyloides*, 69% des *K. attenuata* et 40% des *H. brunonis* présentent une série avec une tendance linéaire significative (Tableau 3-8).

Tableau 3-8. Résultats de la régression linéaire effectuée sur chaque série individuelle par espèces.

espèce	effectif	Pente négative ($p < 0.05$)	Pente positive ($p < 0.05$)	Pente nulle ($p \geq 0.05$)
<i>Dipterocarpus indicus</i>	89	21%	10%	69%
<i>Vateria indica</i>	371	47%	9%	44%
<i>Myristica dactyloides</i>	267	50%	4%	46%
<i>Knema attenuata</i>	110	64%	5%	31%
<i>Humboldtia brunonis</i>	316	36%	4%	59%

Dipterocarpus indicus est la seule espèce pour laquelle la régression linéaire effectuée sur la série des moyennes annuelles des accroissements présente une pente non significativement différente de zéro (Tableau 3-9, Figure 2-13).

Tableau 3-9. Résultats des régressions linéaires effectuées sur les séries des moyennes annuelles des accroissements.

espèce	moyenne	intercept	pente
<i>Dipterocarpus indicus</i>	0,23	0,24 ***	-0,0013 ns
<i>Vateria indica</i>	0,26	0,32 ***	-0,0063 ***
<i>Myristica dactyloides</i>	0,13	0,20 ***	-0,0079 ***
<i>Knema attenuata</i>	0,13	0,23 ***	-0,0110 ***
<i>Humboldtia brunonis</i>	0,039	0,065 ***	-0,0029 ***
Toutes espèces	0,16	0,22 ***	-0,0066 ***

*** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$; ns : non significatif

Les cinq espèces présentent des comportements différents, aussi bien au niveau de la croissance moyenne sur 18 ans (Tableau 3-9) que de la tendance moyenne observée sur les 18 années de suivi (cf. Figure 2-13).

3.3.2.2. Typologies des cinq espèces principales

Les cinq espèces présentent des typologies plus ou moins similaires, ce qui n'est pas surprenant compte tenu du résultat du test global de « l'effet espèce » sur la typologie de l'ensemble des 89 espèces.

Chacun des trois groupes déterminés par la classification est bien représenté (en termes de nombre d'individus) pour les cinq espèces (Tableau 3-10).

Tableau 3-10. Fréquence par groupe pour les espèces de plus de 60 individus et pour les 2100 individus.

espèces	effectif	groupe 1	groupe 2	groupe 3
<i>Dipterocarpus indicus</i>	89	27%	44%	29%
<i>Vateria indica</i>	371	30%	30%	40%
<i>Myristica dactyloides</i>	267	21%	33%	46%
<i>Knema attenuata</i>	110	41%	25%	35%
<i>Humboldtia brunonis</i>	316	33%	40%	27%

Pour les cinq espèces, le groupe 1 est fortement et exclusivement corrélé à la première composante de la base orthonormée (Figure 3-19, Figure 3-20, Figure 3-21, Figure 3-22, Figure 3-23).

L'orthogramme moyen de ce groupe (Figure 3-24) illustre pour chacune de ces espèces la prépondérance de la première composante dans la distribution de la variance. Les trois tests effectués sur l'orthogramme moyen sont significatifs pour les cinq espèces (Tableau 3-11) ; le R2Max confirme qu'il y a bien une composante pour laquelle la valeur dépasse celle attendue en l'absence de structure et le SkR2k montre que le pic de variance expliquée se situe dans les premières composantes, en l'occurrence la composante 1. Cette composante traduit une structure de l'ordre de grandeur de la fenêtre d'observation et il est préférable de ne pas l'interpréter en termes de périodicité.

Le groupe 2 est moins homogène entre les espèces, il présente de légères variations bien qu'il soit significatif pour les cinq espèces.

Pour *V. indica*, *M. dactyloides* et *K. attenuata*, on retrouve la structure du groupe 2 de l'analyse globale de toutes les espèces. L'orthogramme moyen du groupe révèle une structure diffuse avec une grande part de variance accumulée sur les composantes 3 à 6 (Figure 3-24). Comme pour l'analyse globale, le R2Max est significatif pour *M. dactyloides* et *K. attenuata*, ce qui met en évidence la valeur particulièrement élevée sur la composante 3 (Tableau 3-11). Les tests du SkR2k et du DMax sont significatifs pour les trois espèces et confirment l'accumulation de la variance dans les premières composantes de la base orthonormée. Pour ces trois espèces, le groupe 2 correspond donc à des individus exprimant une périodicité comprise entre 6 et 8 ans.

Le groupe 2 de *D. indicus* présente la même structure diffuse significative, cependant, celle-ci est plus étalée puisque les composantes 3 à 8 prennent des valeurs importantes (Figure 3-24). Comme pour *V. indica*, le test du R2Max n'est pas significatif. Mais le test du SkR2k est faiblement significatif et celui du DMax est significatif, ce qui confirme l'accumulation de la variance dans ces composantes de la base orthonormée (Tableau 3-11). La périodicité exprimée par les individus composant ce groupe est donc de l'ordre de 4 à 8 ans.

Le groupe 2 de *H. brunonis* présente également une structure diffuse significative. Cependant, il correspond à des individus bien représentés par les composantes 7 à 12 de la base orthonormée (Figure 3-24). Le R2Max est faiblement significatif et révèle l'importance de la composante 7. Le SkR2k n'est pas significatif mais le DMax l'est, ce qui confirme qu'une part importante de la variance est accumulée dans les composantes intermédiaires de la base orthonormée (Tableau 3-11). Pour *H. brunonis*, le groupe deux correspond donc à des individus exprimant une périodicité de 4 ans ou une alternance 1an/2ans.

Le groupe 3 présente une structure diffuse non significative pour *D. indicus*, *V. indica* et *M. dactyloides* (Figure 3-24, Tableau 3-11).

Le groupe 3 de *K. attenuata* se distingue des trois autres espèces par une grande part de variance accumulée sur la composante 7 (R2Max faiblement significatif), ce qui correspond à une périodicité de l'ordre de 4 ans.

Enfin, l'orthogramme moyen du groupe 3 de *H. brunonis* met en évidence une structure diffuse avec une grande part de la variance accumulée sur les composantes 13 à 16 de la base orthonormée (Figure 3-24). Le SkR2k prend une valeur élevée significative, ce qui souligne l'accumulation de variance sur les dernières composantes de la base orthonormée. Le groupe 3 est donc bien représenté par les quatre dernières composantes de la base orthonormée, ce qui traduit une périodicité de deux ans, donc en limite de résolution de ce qu'il est permis d'analyser avec des mesures annuelles.

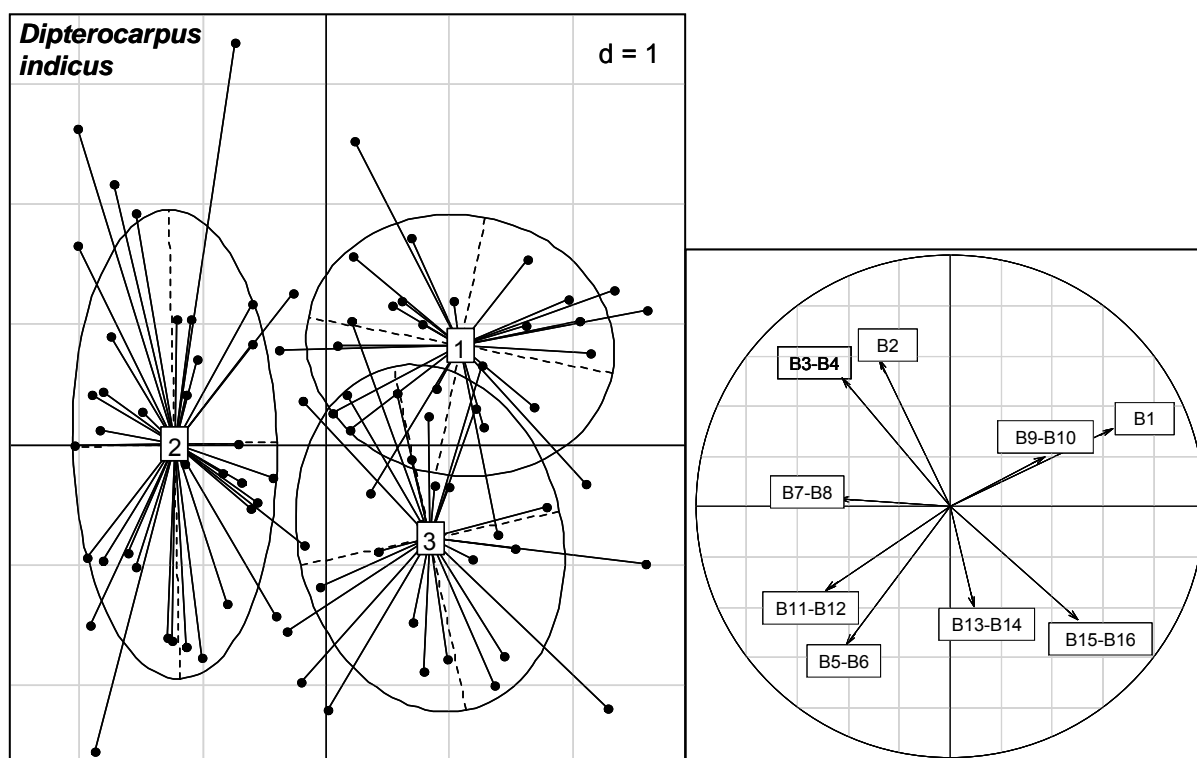


Figure 3-19. Projection des trois groupes déterminés par classification sur les coordonnées factorielles de l'ACP (à gauche) et des variables de l'ACP (à droite) dans le plan défini par les axes 1 et 2 pour *Dipterocarpus indicus*.

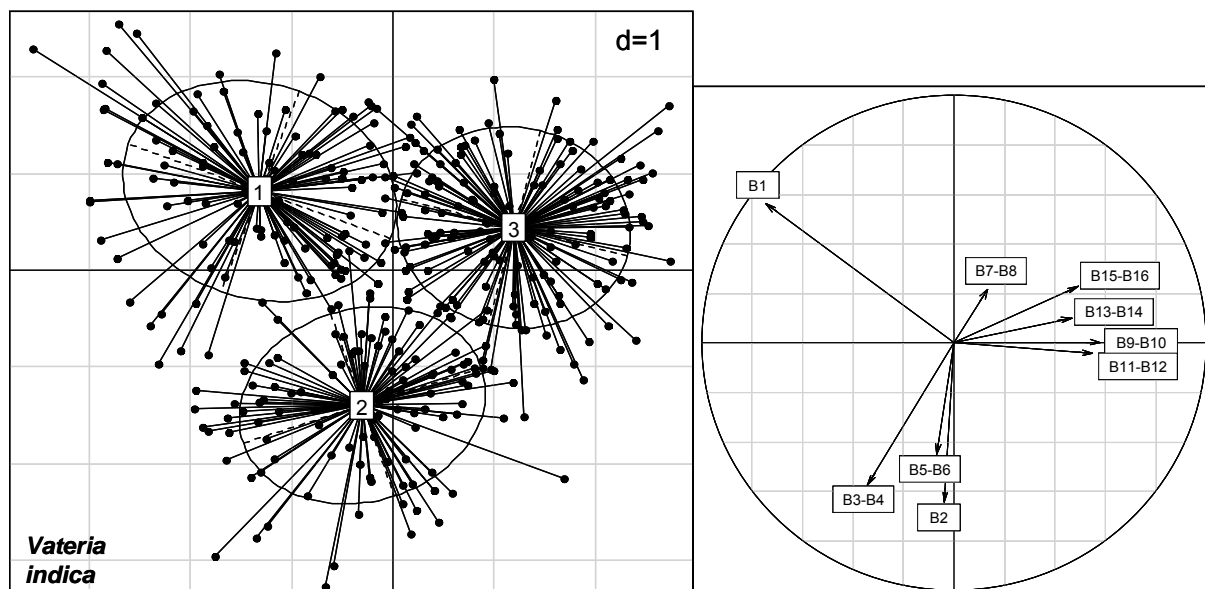


Figure 3-20. Projection des trois groupes déterminés par classification sur les coordonnées factorielles de l'ACP (à gauche) et des variables de l'ACP (à droite) dans le plan défini par les axes 1 et 2 pour *Vateria indica*.

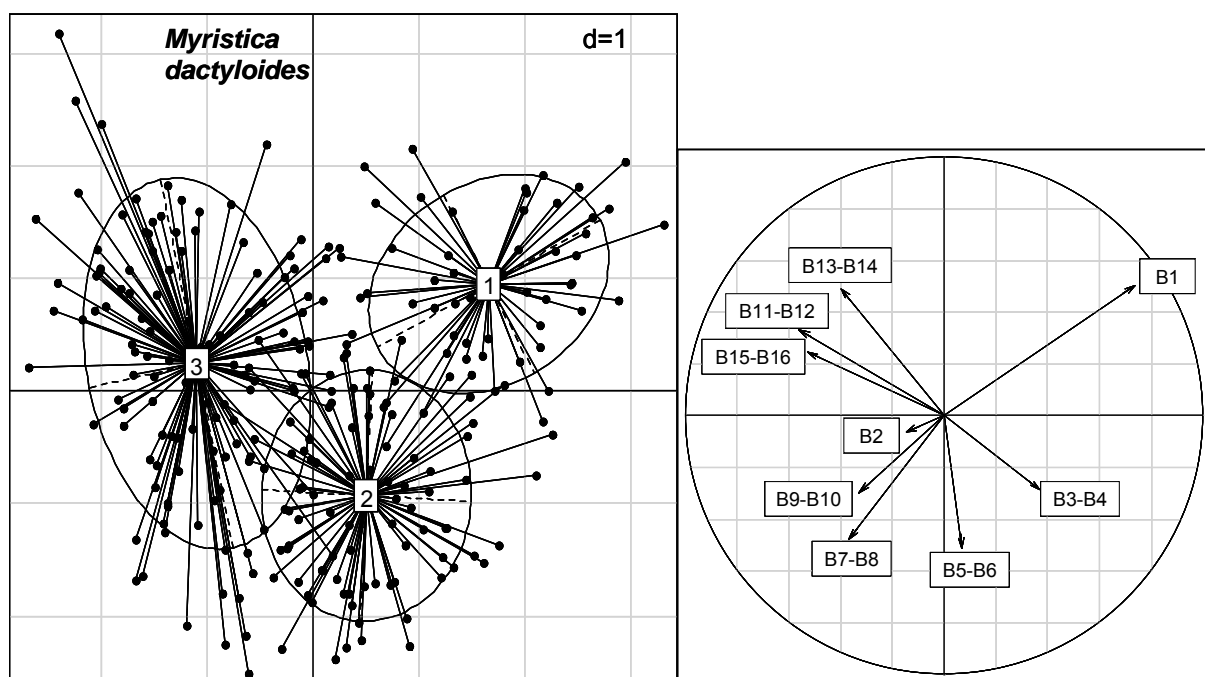


Figure 3-21. Projection des trois groupes déterminés par classification sur les coordonnées factorielles de l'ACP (à gauche) et des variables de l'ACP (à droite) dans le plan défini par les axes 1 et 2 pour *Myristica dactyloides*.

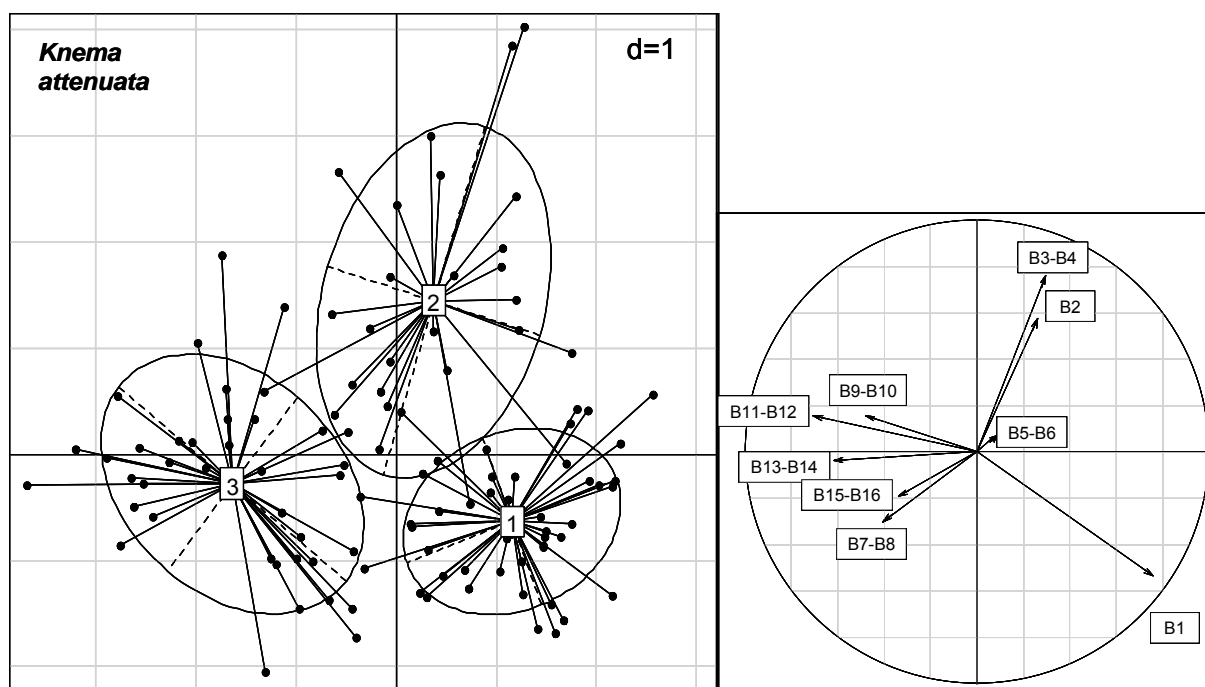


Figure 3-22. Projection des trois groupes déterminés par classification sur les coordonnées factorielles de l'ACP (à gauche) et des variables de l'ACP (à droite) dans le plan défini par les axes 1 et 2 pour *Knema attenuata*.

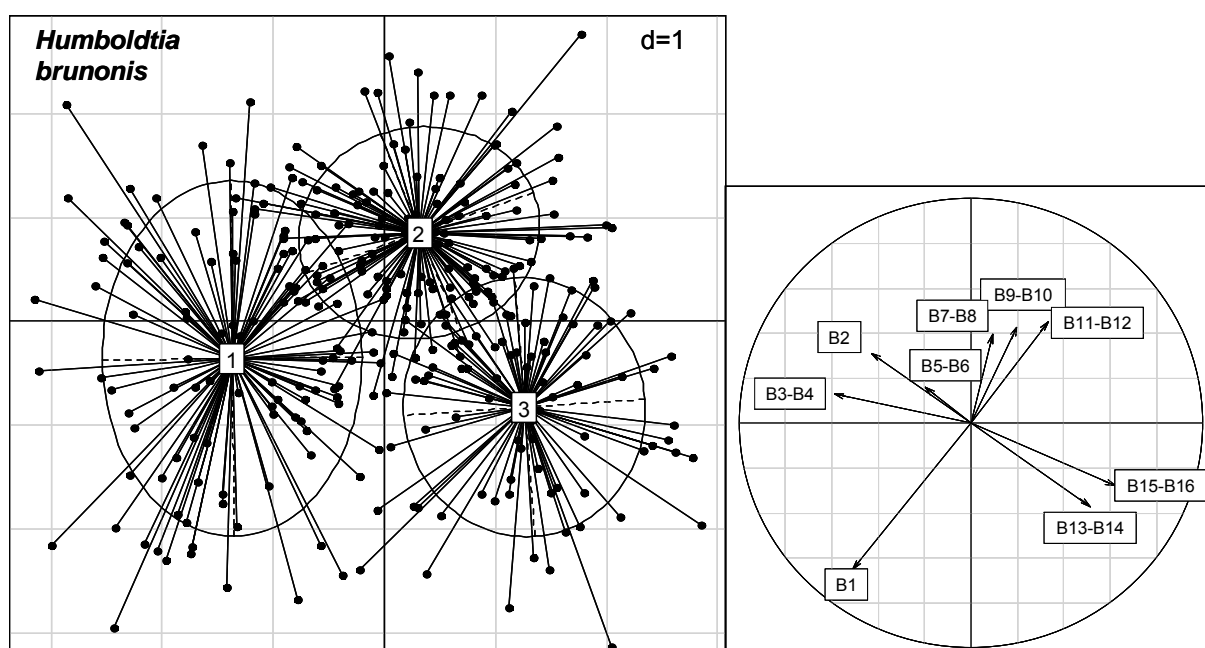


Figure 3-23. Projection des trois groupes déterminés par classification sur les coordonnées factorielles de l'ACP (à gauche) et des variables de l'ACP (à droite) dans le plan défini par les axes 1 et 2 pour *Humboldtia brunonis*.

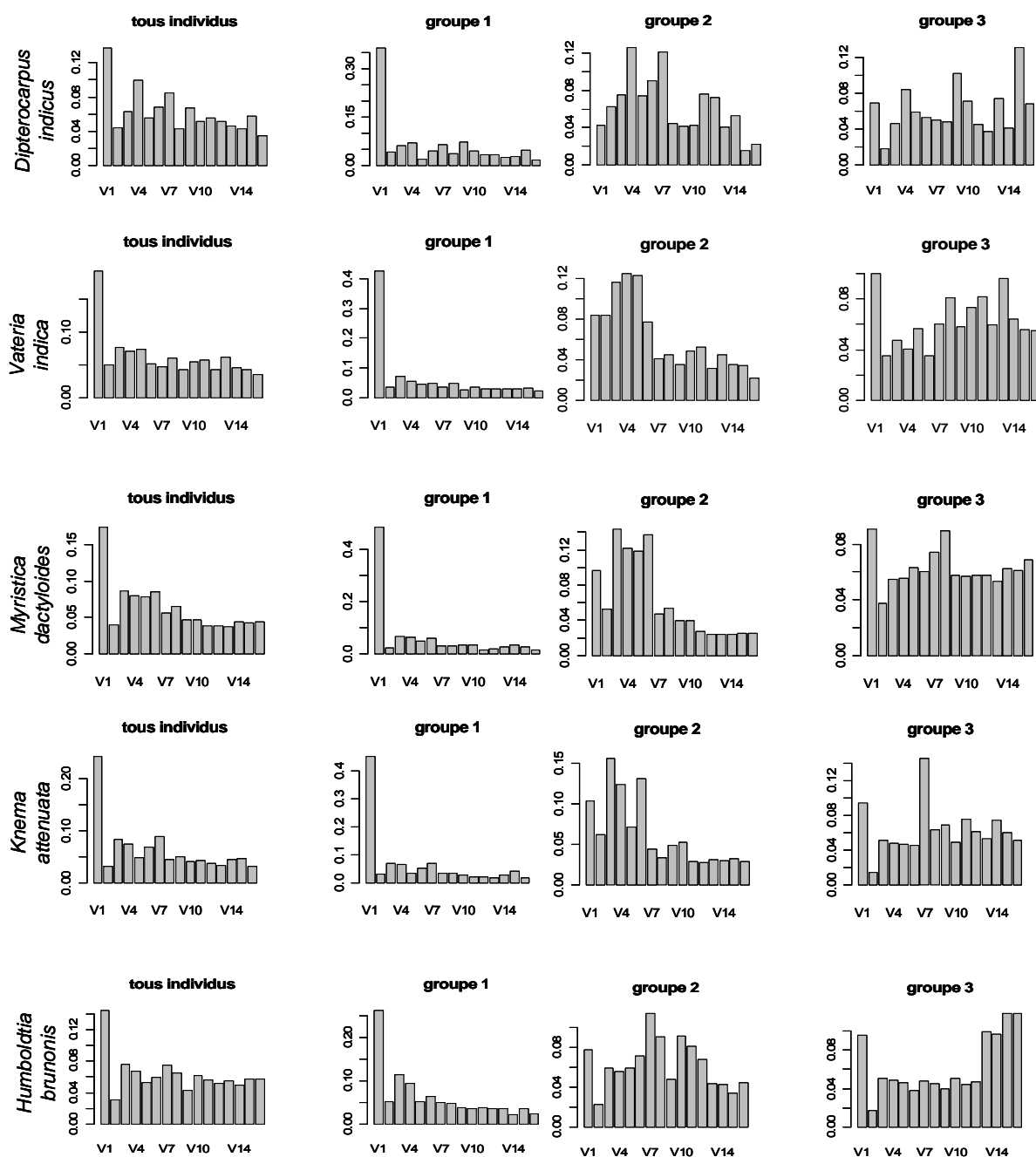


Figure 3-24. Orthogrammes moyens de l'ensemble des individus et de chaque groupe pour les cinq espèces.

Tableau 3-11. Résultats des tests sur l'orthographe pour les cinq espèces.

espèce	groupe	test	Valeur attendue	Valeur observée	
<i>Dipterocarpus indicus</i>	1	R2Max	0,15	0,37	***
		SkR2k	8,51	5,55	***
		DMax	0,065	0,30	***
	2	R2Max	0,12	0,13	ns
		SkR2k	8,51	7,37	*
		DMax	0,046	0,16	***
	3	R2Max	0,11	0,13	ns
		SkR2k	8,52	9,12	ns
		DMax	0,042	0,0066	ns
<i>Vateria indica</i>	1	R2Max	0,16	0,43	***
		SkR2k	8,50	5,01	***
		DMax	0,071	0,36	***
	2	R2Max	0,11	0,13	ns
		SkR2k	8,50	6,52	***
		DMax	0,42	0,24	***
	3	R2Max	0,10	0,10	ns
		SkR2k	8,51	8,77	ns
		DMax	0,029	0,038	ns
<i>Myristica dactyloides</i>	1	R2Max	0,18	0,49	***
		SkR2k	8,48	4,44	***
		DMax	0,082	0,42	***
	2	R2Max	0,10	0,14	**
		SkR2k	8,50	6,07	***
		DMax	0,039	0,29	***
	3	R2Max	0,086	0,090	ns
		SkR2k	8,50	8,45	ns
		DMax	0,022	0,028	ns
<i>Knema attenuata</i>	1	R2Max	0,18	0,45	***
		SkR2k	8,48	4,69	***
		DMax	0,086	0,39	***
	2	R2Max	0,11	0,16	**
		SkR2k	8,50	6,25	***
		DMax	0,045	0,27	***
	3	R2Max	0,10	0,15	*
		SkR2k	8,50	8,62	ns
		DMax	0,036	0,032	ns
<i>Humboldtia brunonis</i>	1	R2Max	0,12	0,26	***
		SkR2k	8,50	5,70	***
		DMax	0,048	0,27	***
	2	R2Max	0,092	0,11	*
		SkR2k	8,51	8,18	ns
		DMax	0,026	0,086	***
	3	R2Max	0,093	0,12	*
		SkR2k	8,49	9,83	***
		DMax	0,029	0,033	ns

*** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$; ns : non significatif

Le groupe deux présente une structure diffuse significative pour les deux Dipterocarpaceae et les deux Myristicaceae. Afin de mieux définir la composition de ce groupe et de tester l'existence d'un déphasage entre les individus qui le composent, une ACP est réalisée sur les composantes 3 à 16 non groupées pour les individus de ce groupe pour chaque espèce.

Dans le plan défini par les deux premiers axes de cette ACP (Figure 3-25), on observe une opposition nette entre les composantes B7 et B8 de la base orthonormée mais pas d'opposition claire entre B3 et B4, ni entre B5- B6 pour *D. indicus*. Pour *V. indica* et *M.*

dactyloides, B3 et B4 ainsi que B5 et B6 sont clairement opposées et pour *K. attenuata*, on note une légère opposition de ces mêmes composantes.

Il y a bien un déphasage entre les individus du groupe 2 qui est donc composé d'individus présentant une stabilité de la périodicité fine sans synchronisation entre les individus.

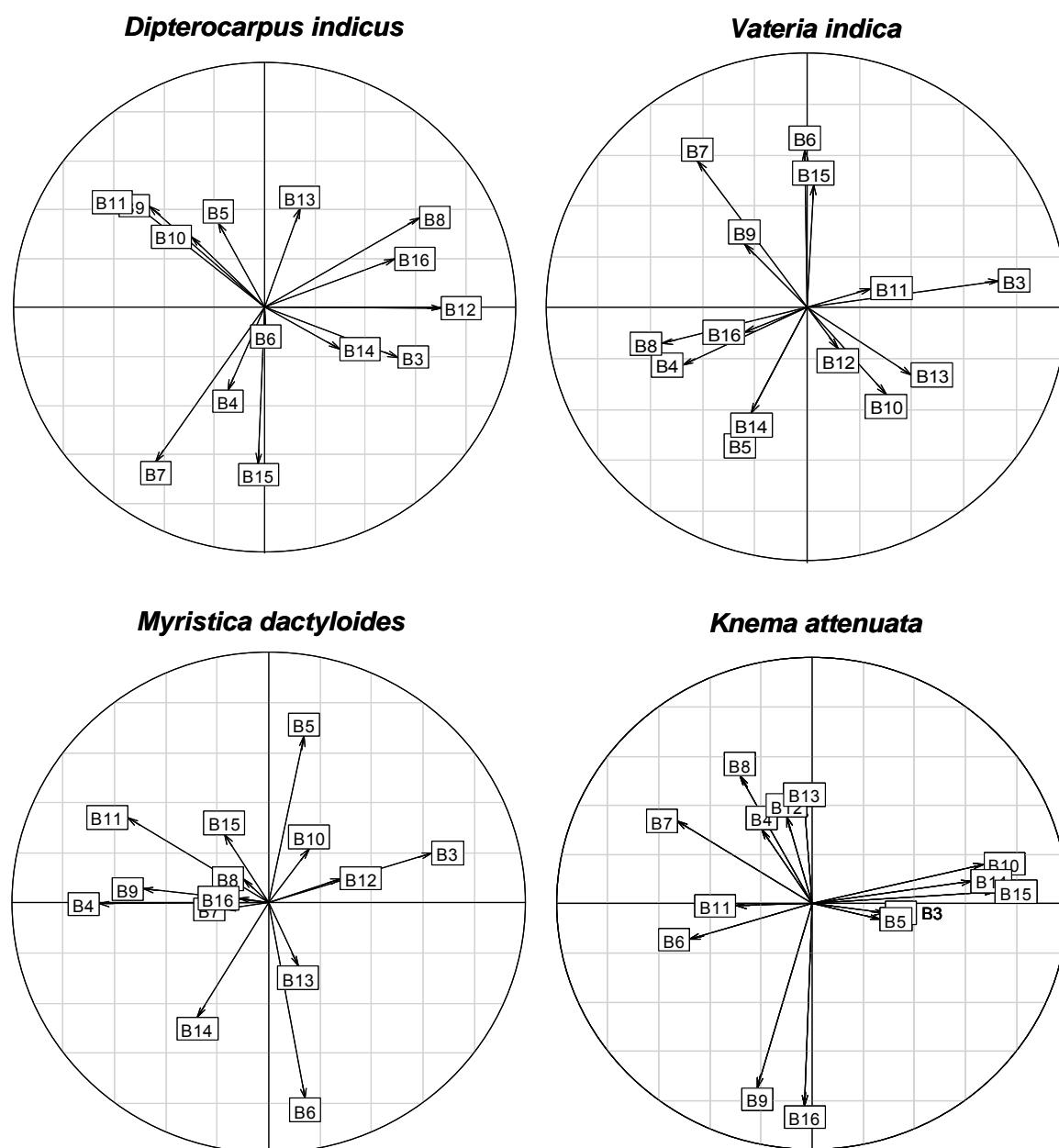


Figure 3-25. Projection des variables sur les axes 1 et 2 de l'ACP réalisée sur les composantes 3 à 16 non groupées pour les individus du groupe 2 défini sur *Dipterocarpus indicus*, *Vateria indica*, *Myristica dactyloides* et *Knema attenuata*.

Le groupe trois présentant une structure diffuse significative pour *H. brunonis*, on procède à la même analyse que pour le groupe 2 des quatre autres espèces.

Dans le plan défini par les deux premiers axes de l'ACP (Figure 3-26), l'opposition entre les composantes B13 et B14 ainsi que B15 et B16 met en évidence le déphasage existant entre les individus qui composent ce groupe. Il y a donc également une stabilité de la périodicité fine, sans synchronisation entre individus pour le groupe 3 de *H. brunonis*.

Humboldtia brunonis

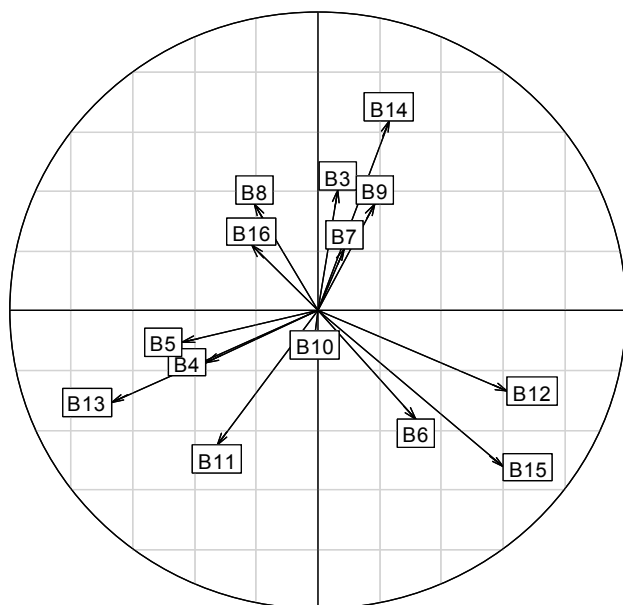


Figure 3-26. Projection des variables sur les axes 1 et 2 de l'ACP réalisée sur les composantes 3 à 16 non groupées pour les individus du groupe 3 défini sur *Humboldtia brunonis*.

3.3.2.3. Caractérisation des groupes

Les trois groupes déterminés sur les cinq espèces principales sont homogènes du point de vue des variables supplémentaires décrivant la taille des individus (dbh, hauteur), leur stade de développement (rapport hauteur/dbh) et le côté quantitatif de la croissance (Tableau 3-12).

Tableau 3-12. Résultats du test de Kruskal-Wallis pour les cinq espèces principales.

espèce	variable	effectif	Kruskal-Wallis chi-2	p-value
<i>Dipterocarpus indicus</i>	Dbh initial	89	1,04	0,60
	Hauteur totale	84	0,17	0,92
	Rapport H/dbh	84	1,51	0,47
	Accroissement total	89	0,63	0,73
	Ecart-type accroissement	89	1,45	0,49
<i>Vateria indica</i>	Dbh initial	371	2,03	0,36
	Hauteur totale	321	2,75	0,25
	Rapport H/dbh	321	0,87	0,64
	Accroissement total	371	3,73	0,16
	Ecart-type accroissement	371	3,62	0,16
<i>Myristica dactyloides</i>	Dbh initial	267	0,70	0,71
	Hauteur totale	193	0,057	0,97
	Rapport H/dbh	193	4,84	0,089
	Accroissement total	267	4,65	0,098
	Ecart-type accroissement	267	1,77	0,41
<i>Knema attenuata</i>	Dbh initial	110	0,033	0,98
	Hauteur totale	54	0,19	0,91
	Rapport H/dbh	54	1,16	0,56
	Accroissement total	110	0,71	0,70
	Ecart-type accroissement	110	1,19	0,55
<i>Humboldtia brunonis</i>	Dbh initial	316	0,27	0,87
	Hauteur totale	243	1,12	0,57
	Rapport H/dbh	243	0,51	0,78
	Accroissement total	316	0,43	0,80
	Ecart-type accroissement	316	0,65	0,72

Pour *D. indicus* (Figure 3-27), il n'y a pas de relation entre le diamètre initial ou la hauteur et l'appartenance à un des groupes. De même, les différents groupes ne correspondent pas à des individus présentant un accroissement total plus ou moins élevé ou avec un écart-type plus ou moins élevé.

On obtient les mêmes résultats pour *V. indica* (Figure 3-28), *M. dactyloides* (Figure 3-29), *K. attenuata* (Figure 3-30) et *H. brunonis* (Figure 3-31).

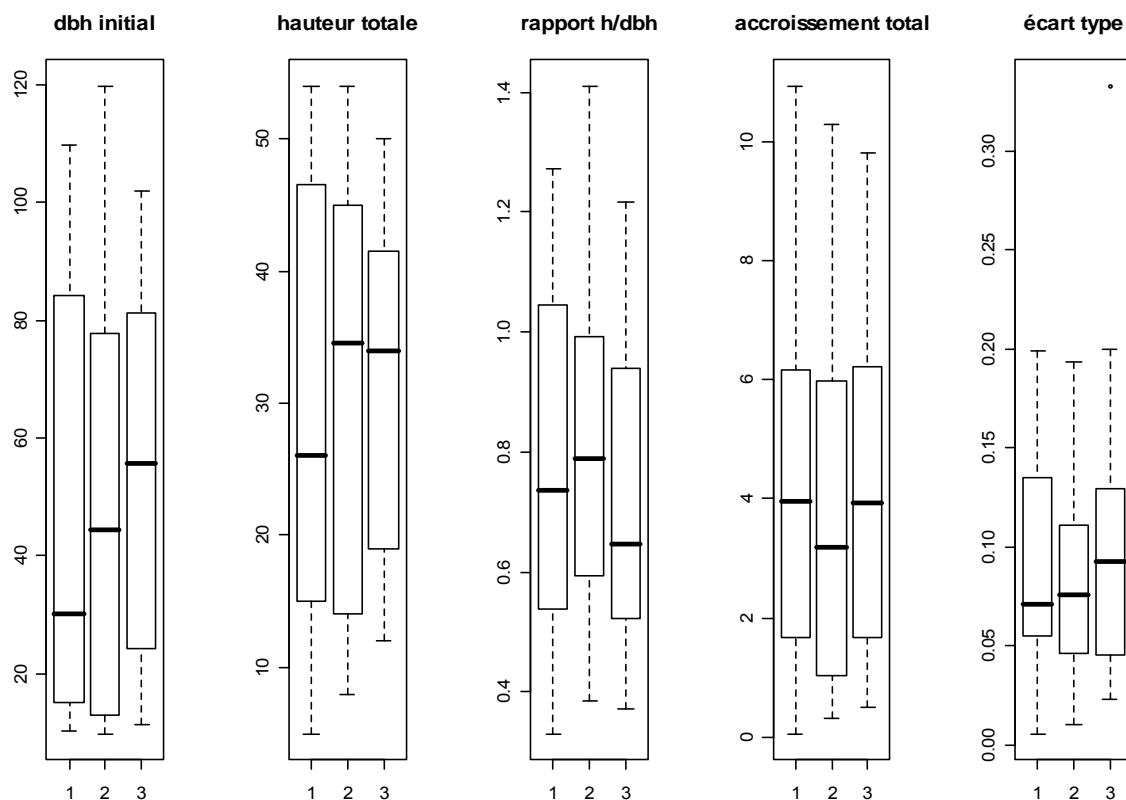


Figure 3-27. Distributions des variables supplémentaires par groupe pour *Dipterocarpus indicus*.

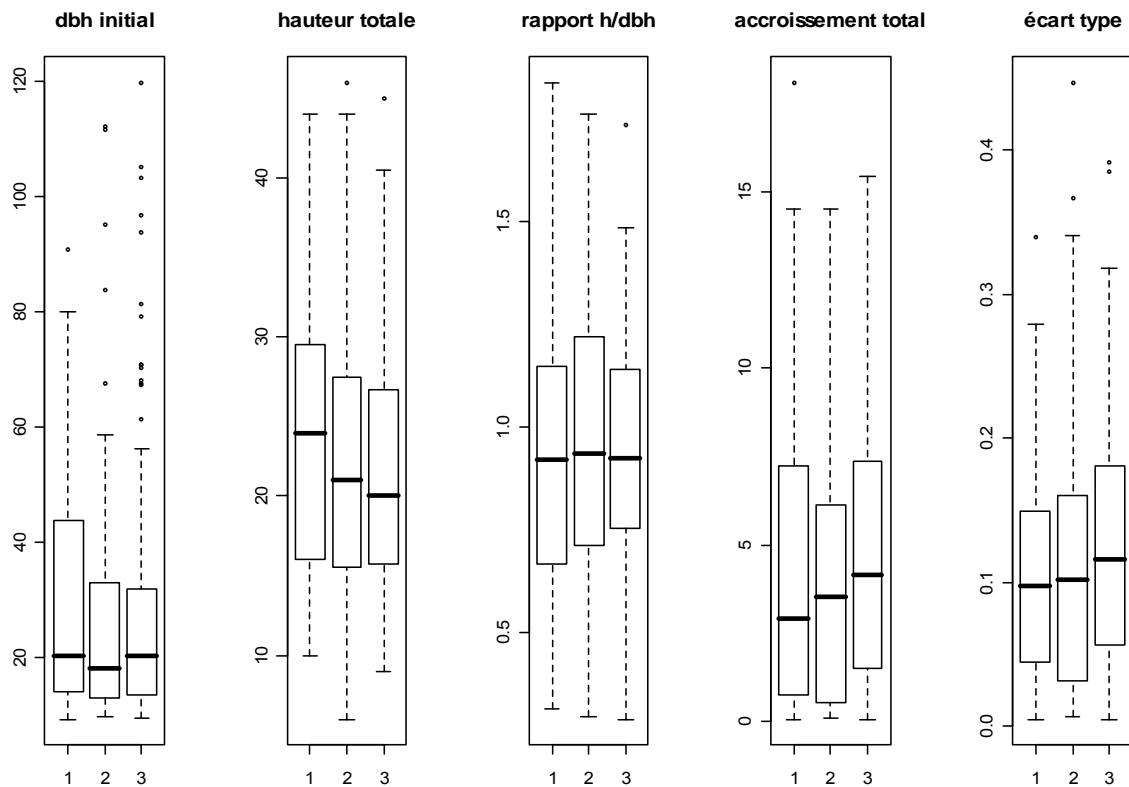


Figure 3-28. Distributions des variables supplémentaires par groupe pour *Vateria indica*.

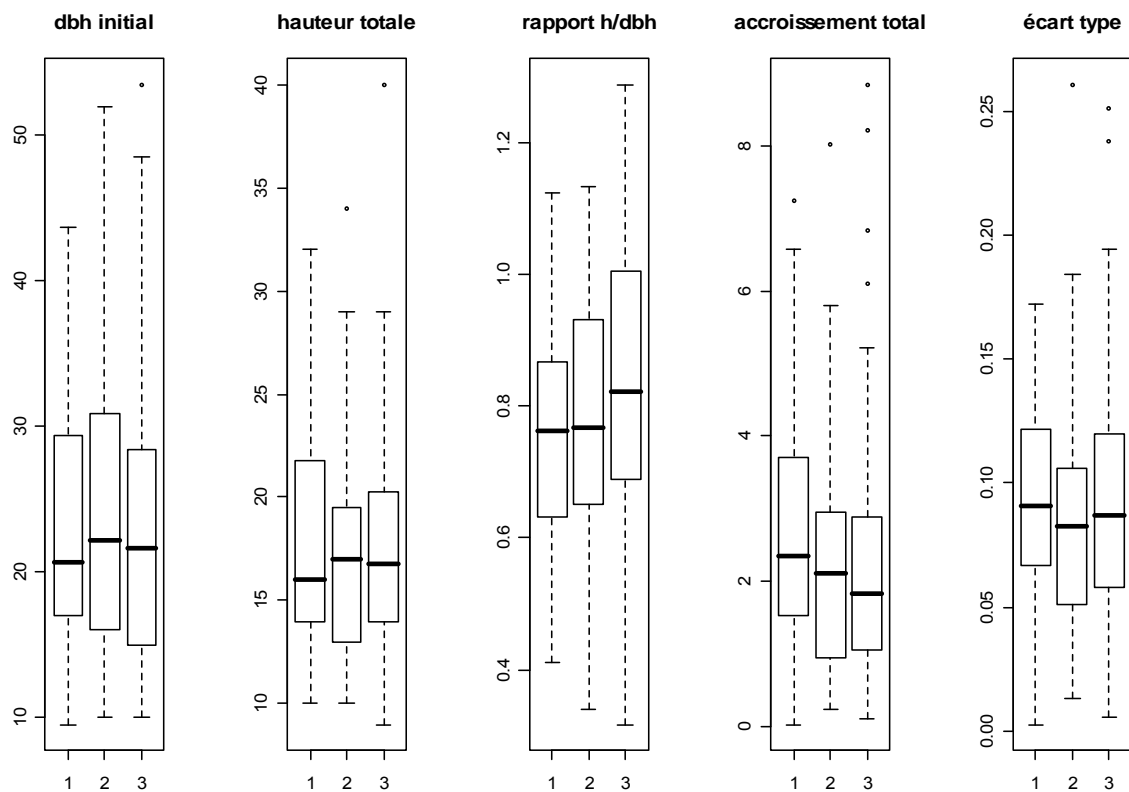


Figure 3-29. Distributions des variables supplémentaires par groupe pour *Myristica dactyloides*.

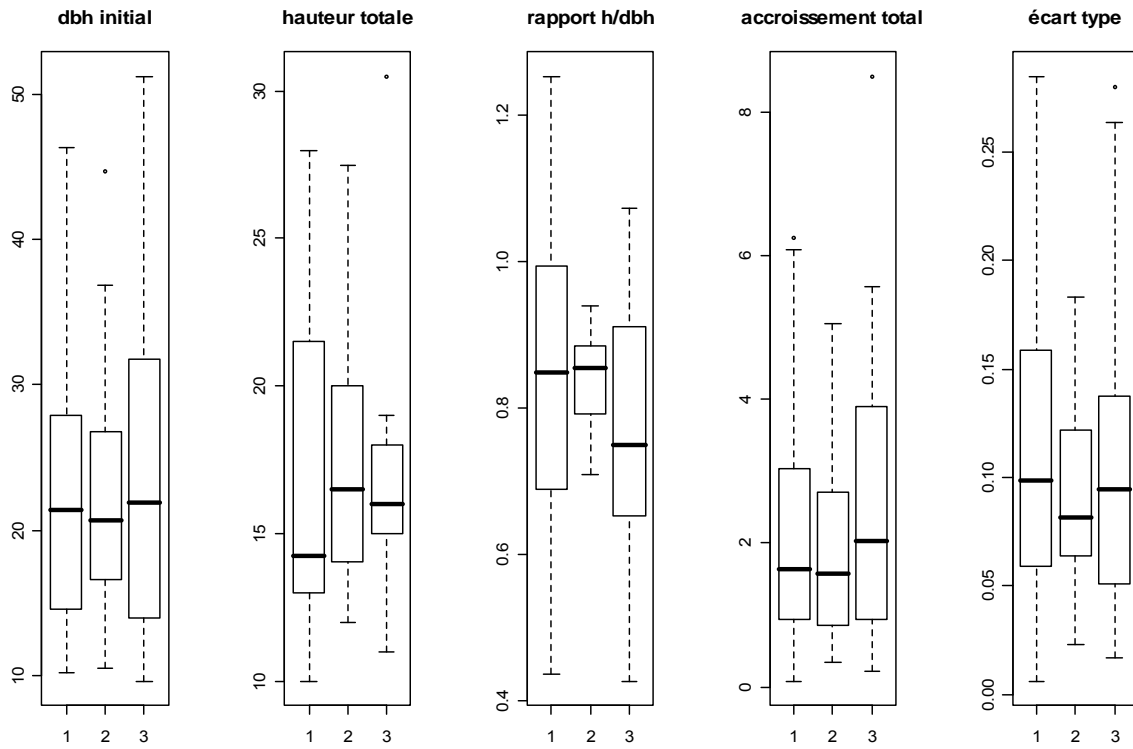


Figure 3-30. Distributions des variables supplémentaires par groupe pour *Knema attenuata*.

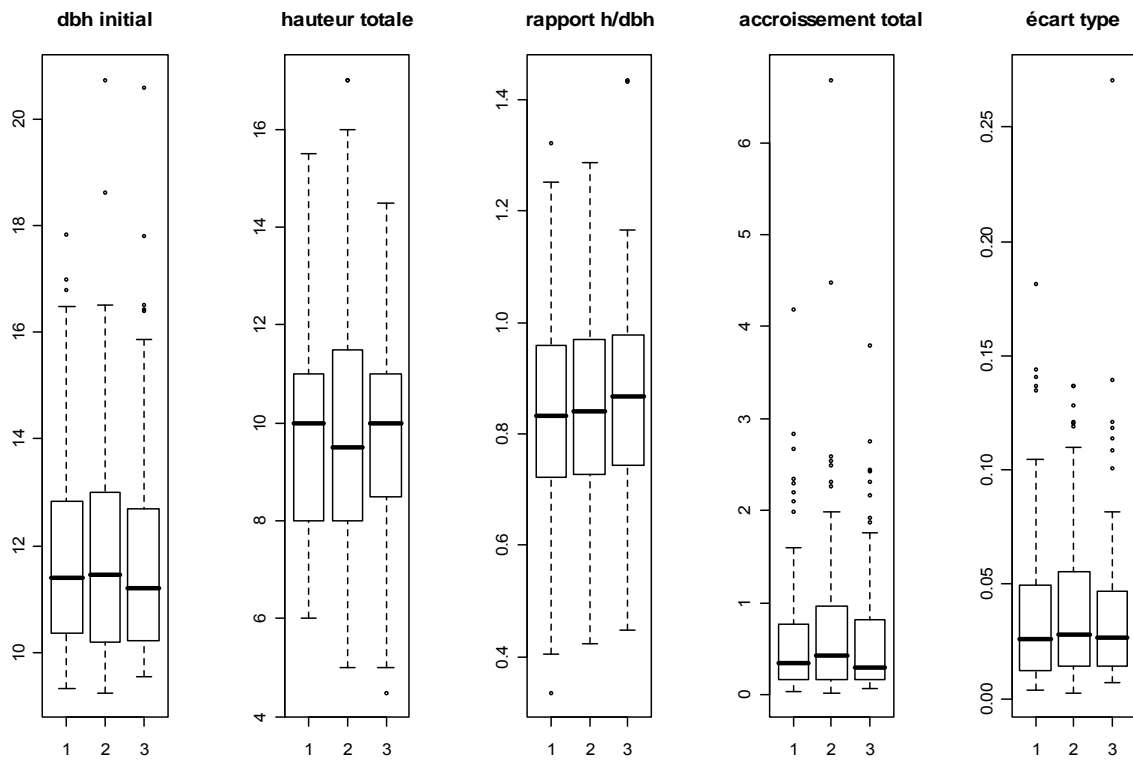


Figure 3-31. Distributions des variables supplémentaires par groupe pour *Humboldtia brunonis*.

3.4. Discussion

Toutes les espèces étudiées présentent des groupes avec des rythmes de croissance distincts. Ces différences de comportement reflètent la variabilité inter-individuelle qui existe au sein de chaque espèce.

On observe pour l'ensemble des espèces et pour chacune des espèces principales un groupe fortement corrélé à la première composante de la base orthonormée. Ce groupe est difficilement interprétable en termes de périodicité puisqu'elle est du même ordre de grandeur que la période de suivi. Il reflète probablement la tendance générale observée sur le dispositif (diminution de l'accroissement au cours du suivi), qui n'est pas totalement restituée par l'ajustement d'une fonction linéaire. En effet, se groupe est caractérisé par la première base et très peu par la deuxième.

Si on considère l'ensemble des espèces, l'agrégation spatiale des individus du groupe 1 observée laisse présumer pour ces individus un contrôle exogène des accroissements. La macro-synchronisation des séries de croissance pourrait être liée à une répercussion locale plus forte des effets climatiques. Par exemple, les épisodes de sécheresses peuvent être plus ou moins atténués ou renforcés selon le type de sol et le relief local.

La typologie réalisée sur l'ensemble des espèces révèle l'existence d'un groupe défini par une périodicité de 6 à 8 ans.

L'ACPVI réalisée pour tester l'effet espèce sur la périodicité observée ne permet pas de conclure à un effet significatif. Cependant, quelques différences sont observées entre les espèces principales. Le groupe défini par une périodicité de 6 à 8 ans est certes présent dans les typologies réalisées sur *V. indica*, *M. dactyloides* et *K. attenuata*. Et la quatrième espèce, *D. indicus*, présente un groupe semblable mais ayant une gamme de périodicité plus étendue : 4 à 8 ans. A l'inverse, *K. attenuata* présente un second groupe significatif avec une périodicité de 4 ans. Et *H. brunonis* présente deux groupes significatifs avec des périodes plus courtes : 2 ans et 3 à 4 ans.

Si on décompose les groupes obtenus, il apparaît que chaque groupe est caractérisé non par un seul vecteur de la base orthonormée mais par un ensemble de vecteurs de périodicité semblable.

Chaque groupe définit donc un ensemble d'individus présentant une périodicité du même ordre de grandeur pour la croissance mais décalée dans le temps (déphasage). On peut en déduire que les rythmes observés ne reflètent pas des rythmes résultants de facteurs exogènes (climatique par exemple), mais sont plutôt le résultat de l'expression de facteurs endogènes. En effet, s'ils résultaient uniquement de facteurs externes, on n'observerait pas de comportements différents, ni de décalage entre des séries de même périodicité. Il peut exister une interaction entre le rythme endogène et les variations climatiques, mais les données climatiques disponibles ne permettent pas de tester cette interaction.

En effet, il a été démontré que le climat influence la croissance annuelle (Clark and Clark 1994). Une partie de ces effets a peut-être été éliminée par l'extraction de la tendance effectuée sur les séries, mais dans ce cas, les effets observés seraient alors la combinaison de facteurs internes et externes. D'ailleurs, le premier groupe de chaque espèce est défini par un seul vecteur de la base et présente une structure de la même durée que la période de suivi. On ne peut donc pas conclure que ce groupe présente réellement un rythme de croissance endogène. L'idée d'enlever la tendance avant d'effectuer une analyse de périodicité (classique en analyse des séries chronologiques) contient d'ailleurs l'hypothèse implicite d'un effet additif des deux sources de variabilité de la croissance.

Un facteur explicatif possible serait l'existence d'un rythme endogène d'allocation de la biomasse produite chaque année à la croissance en diamètre par rapport à d'autres fonctions (croissance en hauteur, extension de la couronne, croissance du système racinaire, production de feuilles, reproduction). Les différents groupes représenteraient alors différentes stratégies d'allocation de biomasse. Un autre schéma d'explication (non contradictoire) serait l'existence d'une sensibilité plus ou moins forte aux variations climatiques selon des caractéristiques individuelles (taille, statut, localisation) voire ontogéniques.

Peu d'études ont été menées sur la question et on peut se demander si l'allocation de l'énergie produite se fait chaque année selon des ratios constants ou s'il existe des rythmes d'allocation (par exemple, croissance en hauteur du tronc favorisée pendant une période définie, puis épaississement en diamètre...)

L'hypothèse de la compétition trophique au sein d'une plante a déjà été discutée sur un pas de temps annuel pour les antagonismes croissance aérienne / croissance racinaire, allongement/épaississement des pousses annuelles ou pour les effets de la production de feuilles, de fleurs et de fruits sur la croissance diamétrique.

El Nour et Riedacker (1984) observent sur des plants de chênes pédonculés plantés en minirhizotrons un ralentissement de la croissance souterraine pendant les vagues de croissance aérienne.

Lieberman (1982) montre en forêt sèche que la croissance diamétrique est fortement influencée par la phénologie des feuilles à l'échelle intra-annuelle.

Monks et Kelly (2006) mettent en évidence chez *Nothofagus truncata* en Nouvelle-Zélande une plus faible croissance diamétrique les années où la production de graines est plus élevée.

Carlue et Aufort (1991) montrent une alternance des phases d'allongement et d'épaississement des axes chez le châtaigner en France.

Loubry (1994) note qu'une faible croissance accompagne généralement les pics de floraison et les périodes de renouvellement foliaire.

Cependant, O'Brien et al. (2008) n'ont pas mis en évidence d'effet significatif d'un flush de feuilles ou de la production de fleurs et de fruits sur la croissance diamétrique.

A Uppangala, il a été observé que la floraison et la fructification des deux Dipterocarpaceae (*D. indicus* et *V. indica*) commencent après la métamorphose des branches, à environ 25 m de hauteur pour *V. indica* et 30 m pour *D. indicus* (Durand 1999). Les floraisons sont irrégulières : *D. indicus* montre des floraisons et fructifications de masse certaines années et produit quand même une petite quantité de fruits chaque année ; le phénomène étant encore plus marqué pour *V. indica* (Aravajy 1995, Elouard et al. 1997a).

K. attenuata fleurit avant d'atteindre la canopée, vers 12-15 m de haut (Durand 1999). La floraison de la population se produit chaque année, dure plusieurs mois et est plus longue pour les individus mâles que femelles (Aravajy 1995, Elouard et al. 1997a).

Chez *H. brunonis*, la floraison commence très tôt (arbres de 1 m de haut, Durand 1999).

La floraison étant latérale pour les quatre espèces, il n'y a pas de conséquence sur la mise en place des structures végétatives. Cependant, l'apex des axes portant la floraison a tendance à mourir chez *V. indica*, ce qui peut avoir un effet sur la mise en place des structures végétatives (Durand 1999).

L'existence d'un rythme supra-annuel dans la croissance a été peu explorée en dehors du cadre de l'alternance de la production fruitière en arboriculture.

Loubry (1994) a mis en évidence un rythme de floraison supra-annuel chez certaines espèces de Guyane ainsi qu'un décalage dans le temps de la floraison entre les individus.

Bien que beaucoup d'arbres perdent leurs feuilles en saison sèche, ce qui semble confirmer l'effet du climat sur la chute des feuilles, Loubry cite une étude de Medway (1972) menée dans la forêt de Gombak en Malaisie et qui montre que la périodicité de la chute des feuilles peut être gouvernée par des facteurs endogènes : *Koompassia malaccensis* (Ceasalpiniiaceae) présente une périodicité de 6, 12 ou 18 mois et *Swintonia schwenkii* (Anacardiaceae) suit un cycle de 2 ans pour la défoliation. La chute des feuilles est parfois corrélée à la floraison et peut durer jusqu'à la maturation des fruits, c'est le cas chez *Scaphium affine* (Sterculiaceae). Le fait que différentes espèces ne renouvellent pas leurs feuilles à des saisons précises de l'année, et que des individus d'une même espèce peuvent se comporter différemment, vont dans le sens de l'existence de facteurs endogènes impliqués dans la défoliation.

Durand (1999) a mis en évidence un rythme de croissance particulier chez *Knema attenuata* : cette espèce met en place une grande unité de croissance sur le tronc tous les 2 à 6 ans, alors que une ou plusieurs unités de croissance sont mises en place sur les branches tous les ans (y compris l'année de croissance du tronc). Elle a également observé des sauts de vague chez *Vateria indica* : certaines branches ne mettent pas en place de nouvelle unité de croissance pendant 1 ou 2 ans puis reprennent leur croissance. Enfin, *Humboldtia brunonis* présente une croissance asynchrone de tous ses axes tout au long de sa vie : chaque axe a sa propre périodicité avec cependant un léger gradient basipète entre les super-modules.

Comte (1993, cité par Durand 1999) et Loubry (1994) montrent aussi que les rythmes de croissance peuvent varier au cours du développement.

Cependant, les groupes mis en évidence par la classification ne semblent pas directement liés à l'ontogénie, puisqu'on n'observe pas d'effet taille (diamètre ou hauteur), sauf pour *V. indica*. D'ailleurs, Durand (1999) avait observé un changement de la localisation spatiale au sein de l'arbre et des rythmes de la croissance lors du passage du stade juvénile à l'âge adultes chez *V. indica*; alors que *D. indicus* et *K. attenuata* présentaient une homogénéisation des rythmes de croissance et un changement de la localisation spatiale de la croissance et que la localisation spatiale et les rythmes de croissance étaient maintenus chez *H. brunonis*.

Chez *Vateria indica* (Durand 1999), la croissance végétative débute plus tôt pour les plantules. Elle est suivie de la croissance des jeunes plants, puis des jeunes arbres et enfin des arbres adultes. La croissance est hiérarchisée chez les jeunes plants et les jeunes arbres : l'allongement du tronc et des branches les plus hautes est plus marqué. Puis, en début de métamorphose, l'investissement se fait préférentiellement dans les branches métamorphosées. Enfin, les cimettes présentent un fonctionnement indépendant une fois la métamorphose achevée. Chez *Dipterocarpus indicus*, le gradient hiérarchique basipète est moins marqué que chez *Vateria indica*. Après la métamorphose, la croissance végétative reste synchrone sur les cimettes mais la floraison peut être asynchrone entre les différentes cimettes.

4. Croissance diamétrique potentielle et moyenne et effet de l'accès à la lumière chez *Dipterocarpus indicus*, *Vateria indica*, *Knema attenuata* et *Humboldtia brunonis*

4.1. Introduction

4.1.1. Étude de la croissance en forêts tropicales

Les caractéristiques de la croissance d'un individu varient au cours de l'ontogénèse (Oldeman and van Dijk 1991, Clark and Clark 1999), notamment en fonction des variations de stature et de statut dans le peuplement. L'appartenance spécifique interagit également avec ces variations : une espèce peut-être « à croissance rapide » (ou plus rapide que d'autres espèces) à certains stades de développement et « à croissance lente » (ou plus lente que d'autres espèces) à d'autres stades ; elle peut plus ou moins s'accommoder de situations dominées. Étant données les fortes variations qui existent au sein d'une même espèce, il est indispensable de considérer plusieurs stades d'histoire de vie pour l'ajustement de la croissance et pour la modélisation de la dynamique forestière (Clark and Clark 1999).

La détermination de l'âge d'un arbre en forêt tropicale humide n'est pas résolue de façon opérationnelle pour un grand nombre d'arbres appartenant à de nombreuses espèces différentes (Chambers et al. 1998, Martínez-Ramos and Alvarez-Buylla 1998, Gutsell and Johnson 2002). La croissance est donc généralement exprimée en fonction de la taille de l'arbre focal, bien que l'arbre le plus gros ne soit pas nécessairement le plus vieux.

En général, la circonférence du tronc, mesurée à 1,3 m (gbh) ou au dessus des contreforts, est la seule grandeur facilement accessible pour des mesures à la fois suffisamment précises et répétées sur des dispositifs permanents, et joue donc un rôle fondamental en dendrométrie. Si la circonférence ne représente pas directement l'âge et est souvent corrélée à l'accès à la lumière (même si elle l'est souvent moins que la hauteur), la difficulté de mesure fait que les autres grandeurs de l'arbre (hauteur, biomasse, etc.) doivent souvent être déduites de la circonférence par des relations allométriques (cf. chapitre 5). Une étude sur la croissance se doit donc d'abord d'essayer de modéliser de façon pertinente la croissance radiale des arbres au travers de la circonférence (généralement traduite en diamètre à 1,3 m : dbh). Elle peut ensuite être analysée par rapport à la stature de l'arbre, à son statut dans le peuplement, à son appartenance spécifique.

La caractérisation de la croissance est indispensable à la modélisation de la dynamique forestière, aussi bien dans un but de compréhension des processus fondamentaux de la structure et de la dynamique des peuplements forestiers ; que dans un but de prédiction de l'évolution des forêts tropicales dans un contexte climatique en plein changement (cf. chapitre 2).

La méthode la plus couramment employée pour déterminer la croissance au niveau d'un peuplement ou au niveau spécifique est le suivi de dispositifs d'étude permanents (Lieberman and Lieberman 1987, Swaine and Lieberman 1987, Sheil 1995, Clark and Clark 1999). La multiplication de ces dispositifs et leur suivi sur des périodes de plus en plus longues permettent progressivement d'avoir accès à des bases de données importantes (Condit et al. 2006, Phillips et al. 2009).

Cependant, les données collectées sur les dispositifs permanents présentent aussi des faiblesses (Clark and Clark 1999). En particulier, les inventaires sont souvent réalisés à

plusieurs années d'intervalle, ce qui ne permet pas d'étude fine des variations de la croissance en fonction des variations interannuelles du climat. Dans de nombreux dispositifs, les arbres sont mesurés à partir de 10 cm de diamètre à hauteur de poitrine (dbh, diamètre à 1,3 m). D'autre part, l'environnement local de chaque arbre n'est souvent pas caractérisé, et son statut dans le peuplement n'est généralement pas déterminé à chaque campagne de mesure.

4.1.2. Caractérisation par la méthode croissance potentielle*réducteur

La croissance diamétrique des arbres peut être caractérisée par une approche fonctionnelle du type $\text{croissance réalisée} = \text{croissance potentielle} * \text{réducteur}$. Cette approche consiste tout d'abord à estimer la croissance maximum potentielle d'un arbre en fonction de sa taille (pour une espèce donnée, un site donné...) puis à réduire cette estimation en la multipliant par une ou plusieurs fonctions qui représentent l'impact de divers facteurs limitant (compétition des voisins, microsite, exploitation, histoire individuelle...) et qui sont ajustées pour prendre des valeurs comprises entre 0 et 1 (Reed et al. 2001).

Cette approche est couramment utilisée en modélisation forestière, aussi bien pour la croissance en hauteur que pour la croissance en diamètre, pour étudier les facteurs déterminants dans la croissance des arbres et la dynamique des peuplements (Moravie 1999, Gourellet-Fleury and Houllier 2000, Canham et al. 2006, Papaik and Canham 2006, Vincent and Harja 2008), ou pour simuler la dynamique forestière (Botkin et al. 1972) et les impacts de différents facteurs sur la structure des peuplements (Courbaud et al. 1993).

La croissance maximum est définie par Clark et Clark (1999) comme le potentiel spécifique d'un arbre, sans influence d'autres facteurs, démographiques ou environnementaux. L'estimation de la croissance potentielle pour une espèce donnée n'est pas une question simple ou résolue. Elle est généralement approchée par le maximum observé sur les données récoltées lors d'inventaires forestiers (Reed et al. 2001), ce qui souvent ne permet pas d'avoir accès à des arbres ayant grandi dans des conditions optimales pour leur croissance. De plus, Reed et al. (1995, cité par Reed et al. 2001) montrent à partir de reconstitutions des accroissements en hauteur passés par mesure destructive sur des pins rouges (*Pinus resinosa*) que, bien que chaque année quelques arbres atteignent le maximum potentiel, aucun arbre ne l'atteint tous les ans. L'utilisation de mesures issues d'inventaires forestiers ponctuels peut donc conduire à une sous-estimation de la croissance maximum potentielle.

Pour modéliser la croissance radiale, on suppose généralement une relation géométrique entre l'accroissement et le diamètre ou une forme sigmoïde pour la croissance. Il est souvent admis que le dbh d'un individu tend vers un maximum spécifique et que, par conséquent, la croissance diminue à l'approche de ce dbh maximum (e.g. Parresol 1995). Cette hypothèse est difficile à tester en forêt tropicale, étant donné la rareté des individus de diamètre élevé. Cependant, Clark et Clark (1999) remarquent dans leur étude une absence de convergence vers zéro des accroissements approchant du dbh maximum de l'espèce. Même pour les espèces montrant une diminution de la croissance, une partie des arbres proches ou ayant atteint les dbh maximum montrent encore une forte croissance. D'après les auteurs de cette étude, le choix d'une fonction de croissance présentant une asymptote pour le dbh n'est pas approprié aux arbres de forêts tropicales. Morneau (2007) fait une constatation similaire sur le dispositif de Paracou en Guyane française et retient un modèle sans asymptote.

Les méthodes d'estimation de la croissance maximum potentielle sont variées. Le plus souvent, elle est ajustée à partir des maximums observés : Clark et Clark (1999) l'estiment comme la moyenne des cinq accroissements les plus élevés par classe de diamètre ; Gourellet-Fleury (1997) l'ajuste à partir des 5% des accroissements les plus élevés dans chaque classe de diamètre, Bragg (2001) utilise les accroissements relatifs les plus élevés.

Moravie (1999) l'approche par l'ajustement manuel des paramètres d'une fonction sigmoïde et valide les paramètres choisis par visualisation de la projection de la courbe simulée sur les données observées.

Une méthode encore peu employée en écologie, l'analyse stochastique des frontières (Kumbhakar and Lovell 2000), pourrait sans doute contribuer à l'amélioration de l'ajustement de la croissance potentielle maximum, mais, à notre connaissance, elle ne s'applique qu'aux équations linéaires. Nous testerons ici une autre méthode, encore peu utilisée en écologie : la régression par quantiles (Koenker and Bassett 1978, Buchinsky 1998).

La croissance maximum potentielle est rarement atteinte en raison de multiples facteurs qui varient dans le temps et dans l'espace : la compétition entre les arbres, les conditions climatiques, les qualités du sol... Ces facteurs sont introduits sous la forme de fonctions réductrices dans le modèle croissance réalisée = croissance potentielle * réducteur.

Lorsqu'une fonction réductrice prend la valeur 1, le facteur considéré est supposé être à sa valeur la moins pénalisante pour la croissance de l'arbre considéré. Au contraire, lorsque la fonction réductrice prend la valeur 0, le facteur considéré empêche toute croissance de l'arbre focal. Les fonctions réductrices peuvent prendre plusieurs formes, telles qu'une augmentation linéaire de la croissance avec le niveau du facteur considéré ou une forme parabolique reflétant une croissance optimale pour une valeur intermédiaire du facteur considéré (Reed et al. 2001).

Deux alternatives sont ensuite envisageables pour appliquer les fonctions réductrices au modèle de croissance (Botkin 1993) : appliquer un réducteur qui comprend toutes les fonctions réductrices sous forme multiplicative, ou appliquer seulement la fonction réductrice qui prend la valeur minimum pour le cas considéré. D'après Botkin (1993), la seconde méthode donne des résultats plus précis ; cependant, Reed et al. (2001) trouvent des résultats aussi éloignés des observations expérimentales avec les deux méthodes, mais de meilleurs résultats en utilisant une approche additive pour les fonctions réductrices (approche qui peut cependant conduire à des valeurs d'accroissement négatives étant donné que le réducteur n'est plus borné entre 0 et 1).

4.1.3. Les facteurs de variation de la croissance

De nombreuses études sont consacrées aux facteurs explicatifs de la croissance des arbres en forêt ; qu'elles s'intéressent aux interactions de compétition entre arbres (Lorimer 1983, Gourlet-Fleury 1998, Moravie et al. 1999, Vincent et al. 2002, Coomes and Allen 2007), aux facteurs liés à l'espèce (Clark and Clark 1999), aux facteurs édaphiques (Russo et al. 2005), aux variables climatiques (Clark and Clark 1994), à la morphologie de l'arbre focal (Cole and Lorimer 1994), etc.

La lumière est souvent considérée comme le principal facteur limitant la croissance et la survie des espèces de forêts tropicales humides (Whitmore 1978, Thomas 1996a, Whitmore 1996, Nicotra et al. 1999, Poorter 1999, Baker et al. 2003). Or, sa distribution varie fortement spatialement et temporellement en forêt, en fonction de la dynamique même de la structure forestière (Nicotra et al. 1999, Turner 2001, Wirth et al. 2001). D'une part, l'accès à la lumière est stratifié verticalement : les arbres de la canopée captent la majeure partie de la lumière (Falster and Westoby 2005), si bien que la luminosité peut passer de 100% au-dessus de la canopée (50 m) à 5% sous la canopée (20 m), et 1% au sol (Turner 2001). D'autre part, la présence de trouées de plus ou moins grande taille modifie localement cette stratification verticale de la lumière.

La caractérisation de la lumière disponible pour un individu donné n'est pas aisée en forêt, surtout pour les arbres adultes, même si plusieurs méthodes de caractérisation existent

(Oberbauer et al. 1988, Brown et al. 2000, Ferment et al. 2001, Capers and Chazdon 2004). Ces mesures sont plus facilement réalisées en sous-bois. Les photographies hémisphériques permettent notamment d'estimer le degré d'ouverture de la canopée au-dessus de juvéniles (Clark and Clark 1992, Keeling and Phillips 2007). Pour les arbres de grande stature, l'accès à la lumière est généralement estimé à l'aide d'indices comme celui de « statut social » de l'arbre (Dawkins 1958, Alder and Synnott 1992) – également nommé indice d'illumination de la couronne ou indice de position de la couronne – qui est lié à la position de son houppier dans la structure forestière verticale et par rapport à ses voisins. Ce type d'indice a été utilisé dans de nombreuses études (Clark and Clark 1992, 1999, Moravie et al. 1999, Vincent et al. 2002). Clark et Clark (1992) démontrent que ce type d'indice est fortement corrélé à la lumière disponible estimée à partir de photographies hémisphériques pour des juvéniles. Cependant, Keeling et Phillips (2007) soulignent l'intérêt de le calibrer par rapport à une méthode de mesure plus précise, comme l'estimation de l'ouverture de la canopée à partir de photographies hémisphériques.

L'effet significatif de la quantité de lumière disponible sur la croissance des arbres en forêt tropicale humide a été démontré dans de nombreuses études. Palomaki et al. (2006) mettent en évidence un effet significatif de la lumière, caractérisée par la mesure du rapport rouge clair : rouge sombre (R: FR), sur la croissance des juvéniles de trois espèces tolérantes à l'ombre en forêt tropicale secondaire (La Selva, Costa Rica). Également à La Selva, Clark et Clark (1999) observent un effet significatif de l'accès à la lumière sur la croissance potentielle maximum. Oberbauer et al. (1993) mettent en évidence une corrélation positive significative entre la croissance de juvéniles et l'accès à la lumière, estimé à l'aide de photographies hémisphériques et par un indice d'illumination de la couronne. À Pasoh (Malaisie) King et al. (2005) démontrent par une étude réalisée sur 21 espèces un effet significatif de la lumière, estimée par un indice d'illumination de la couronne, et de la densité du bois sur la croissance (liée à l'espèce). À Uppangala, des analyses effectuées sur *Vateria indica* montrent une bonne prédiction de l'accroissement à partir du statut social de l'arbre au travers d'une variante affinée de l'indice de position de la couronne (Moravie et al. 1999). En Indonésie, Vincent et al. (2002) montrent cependant que la forme de la couronne, qui caractérise à la fois les capacités photosynthétiques de l'arbre et sa vigueur, est une meilleure variable prédictive de la croissance que la position de la couronne.

Au sein d'un peuplement hétérogène, des différences de croissance sont observées entre les espèces qui composent le peuplement (Clark and Clark 1996, Moravie 1999, Vincent et al. 2002, Nascimento et al. 2005, Yamada et al. 2005). Plusieurs études s'attachent à mettre en relation le comportement de croissance d'une espèce et d'autres facteurs écologiques. Le tempérament d'une espèce (pionnière vs. non pionnière, héliophile, tolérante à l'ombre...) est très lié à sa croissance. Poorter and Arets (2003) étudient la relation entre la performance des individus et l'environnement lumineux pour dix espèces en forêt humide de Bolivie et observent que les espèces héliophiles montrent une plus forte réponse de la croissance à l'environnement lumineux. La stature de l'arbre adulte ou sa hauteur maximum potentielle est parfois considérée comme une bonne variable prédictive de sa croissance (Thomas 1996a, Kohyama et al. 2003). Des corrélations entre les taux de croissance et l'architecture ont été mis en évidence sur des juvéniles (O'Brien et al. 1995, Aiba and Kohyama 1996, Coomes and Grubb 1998), et King (2005) montre par un modèle théorique qu'il existe une forte relation entre l'allométrie hauteur – diamètre et la croissance.

Ces phénomènes sont d'autant plus importants à considérer que les variations interspécifiques de réponse de la croissance peuvent être impliquées dans la coexistence des espèces tolérantes à l'ombre en forêt tropicale (Bloor and Grubb 2003, Condit et al. 2006).

D'après Korning et Baslev (1994), les taux de croissance varient fortement en fonction de l'espèce, du site et de la taille des arbres. Mais ces auteurs notent également de grandes différences entre des individus de taille équivalente, appartenant à la même espèce et situés sur le même site. Ces effets peuvent être interprétés comme liés à l'individu (histoire, génotype) ou au micro-site. Clark et Clark (1999) observent également une forte variabilité intra-spécifique de la croissance : toutes les espèces étudiées présentent, pour la plupart des classes de diamètre, un gradient d'accroissements allant de valeurs légèrement négatives au maximum observé. Pour ces auteurs, la croissance potentielle est donc beaucoup plus informative que la croissance moyenne puisqu'elle permet de comparer toute la gamme des croissances réalisées par espèce.

4.1.4. Application à Uppangala

Dans ce chapitre, il ne sera question que de croissance radiale du tronc. En termes de précision de mesures, le dispositif d'Uppangala est exceptionnel en forêt naturelle tropicale du fait des rubans dendrométriques permanents à verniers et de la précision des mesures annuelles qu'ils autorisent. Les données de croissance disponibles vont nous permettre d'estimer la croissance moyenne et la croissance potentielle des espèces principales du dispositif (*Dipterocarpus indicus*, *Vateria indica*, *Knema attenuata* et *Humboldtia brunonis*). D'autre part, la caractérisation de l'environnement lumineux des arbres suivis à l'aide de l'indice de Dawkins va nous permettre également d'analyser la réponse de ces espèces à la disponibilité de la lumière en termes de croissance.

Nous chercherons donc à répondre aux questions suivantes :

- (i) quelles sont les relations entre la croissance potentielle et la croissance moyenne d'une espèce ?
- (ii) comment la croissance potentielle varie entre les principales espèces en conditions forestières ?
- (iii) quel est le lien entre les caractéristiques de la croissance d'une espèce et sa place dans la structure forestière ?
- (iv) quels modèles sont adaptés pour décrire la croissance potentielle, la croissance moyenne ; est-ce que la croissance radiale doit être considérée comme bornée par une asymptote ou non ?
- (v) est-ce que la réponse de la croissance aux conditions d'éclairement de la couronne varie entre espèces et comment ?

4.2. Méthode

4.2.1. Données

4.2.1.1. Estimation de l'accès à la lumière

La lumière disponible est estimée à partir de la position de la couronne selon l'indice de « statut social de l'arbre » mis au point par Dawkins (1958). On le nommera par la suite CP (« Crown Position »). La pertinence de cet indice en forêt naturelle tropicale a été révérifiée par Moravie et al. (1999).

Cet indice est composé de cinq classes (Figure 4-1) :

- classe 1 : couronne totalement ombragée verticalement et latéralement, pas de lumière directe, seulement de la lumière diffuse ;
- classe 2 : couronne totalement ombragée verticalement mais exposée latéralement à de la lumière directe ;
- classe 3 : couronne partiellement exposée verticalement ;
- classe 4 : couronne totalement exposée verticalement mais adjacente à d'autres couronnes, de telle sorte que l'angle total d'accès à la lumière est inférieur à 90° ;
- classe 5 : couronne totalement exposée verticalement et latéralement dans un cône de 90° autour de la base de la couronne.

En 2007 et 2008, nous avons estimé le CP de 543 arbres appartenant à trois espèces : *Dipterocarpus indicus*, *Vateria indica* et *Knema attenuata* (Tableau 4-1). Le CP des individus de l'espèce *Humboldtia brunonis* n'a pas été caractérisé car la plupart des individus se trouvent en sous-bois, sans accès direct à la lumière (classe 1) ou avec seulement une exposition latérale (classe 2).

Tableau 4-1. Effectifs par classes de CP pour *Dipterocarpus indicus*, *Vateria indica* et *Knema attenuata*.

espèce	CP=1	CP=2	CP=3	CP=4	CP=5	total
<i>D. indicus</i>	8	9	6	38	15	76
<i>V. indica</i>	105	82	80	101	6	374
<i>K. attenuata</i>	41	26	22	4	0	93

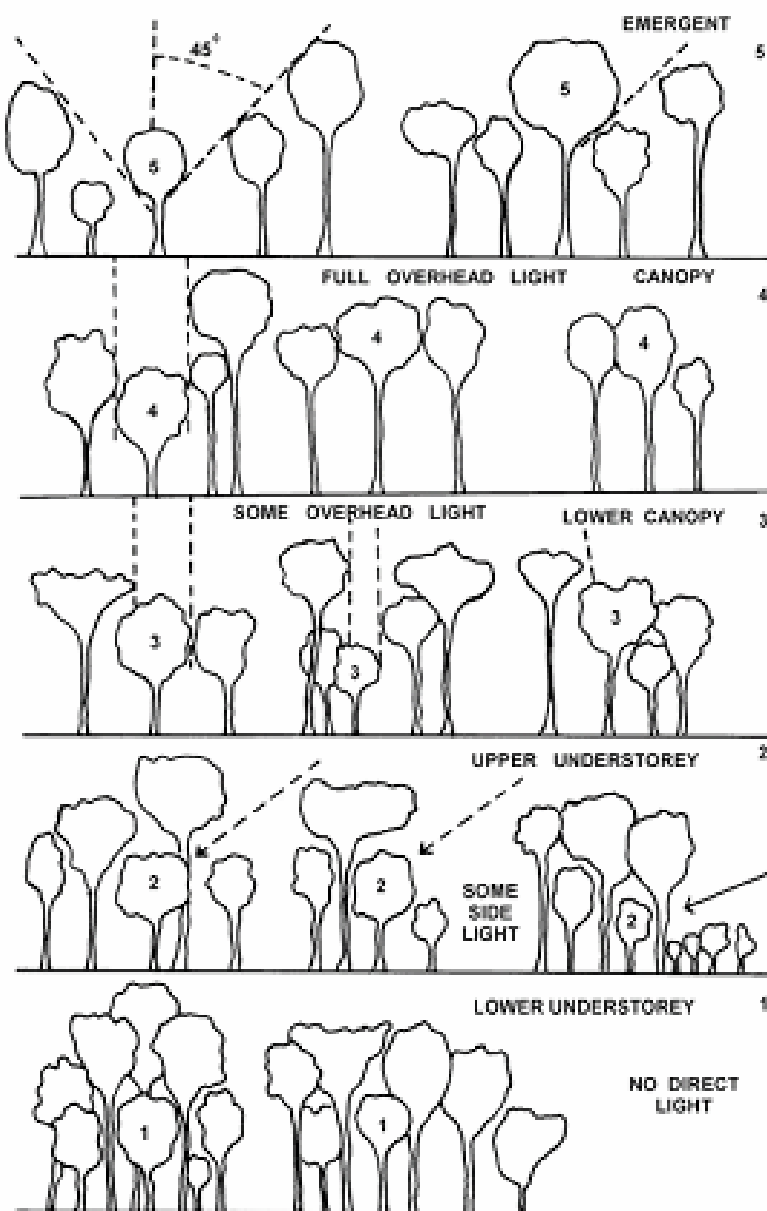


Figure 4-1. Indice de Dawkins (in Alder and Synnott 1992).

4.2.1.2. Calcul des accroissements diamétriques

Les données sont issues du dispositif permanent d'Uppangala présenté dans le chapitre 2 et sont du même type que celles utilisées au chapitre 3 : on utilise les circonférences mesurées grâce aux dendromètres permanents dont sont équipés tous les arbres suivis sur le dispositif.

Les circonférences mesurées en avril 2006 et avril 2008 sont utilisées pour le calcul des accroissements. Dans le chapitre 2, nous avons mis en évidence une forte variabilité interannuelle de la croissance, avec en particulier une tendance marquée à la diminution des accroissements entre 1990 et 2008. Afin d'avoir des mesures concordantes avec les relevés de CP effectués uniquement entre 2006 et 2007, nous utilisons donc uniquement les dernières mesures. Seuls les mesures concernant les arbres dont le CP a été estimé sont utilisées (Tableau 4-2).

Le dbh (diameter at breast height, diamètre à 1,30m) est calculé à partir de la circonférence. Pour chaque individu, l'accroissement est calculé de la même manière qu'au chapitre 2 (cf. 2.2.3.3.1)

Des données de suivi de juvéniles effectuées par Durand entre 1995 et 1997 (Durand, comm. pers.) sont ajoutées pour les analyses (Tableau 4-2). Ces données n'ont pas été relevées à la même période mais ce sont les seules données dont nous disposons concernant les individus de moins de 10 cm de dbh et elles s'avèrent indispensables pour contraindre la première partie de la courbe de croissance ajustée. Nous ne disposons pas d'estimations de CP pour ces jeunes individus.

Tableau 4-2. Nombre d'accroissements utilisables pour les ajustements.

Espèce	dbh \geq 10cm 2006-2008	dbh \leq 10 cm 1995-1997	total
<i>Dipterocarpus indicus</i>	76	35	111
<i>Vateria indica</i>	374	85	459
<i>Knema attenuata</i>	93	55	148
<i>Humboldtia brunonis</i>	469	40	509

Les accroissements ainsi estimés présentent une grande variabilité interindividuelle pour une espèce donnée et pour un diamètre donné (Figure 4-2).

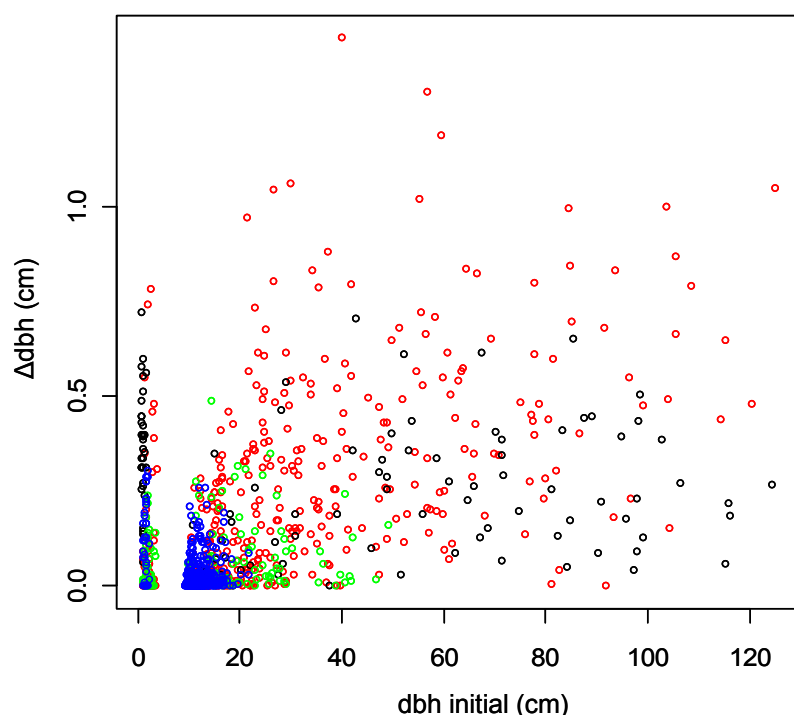


Figure 4-2. Projection des accroissements en fonction du dbh initial pour *D. indicus* (noir), *V. indica* (rouge), *K. attenuata* (vert) et *H. brunonis* (bleu).

4.2.2. Équations de croissance

4.2.2.1. Modèles avec asymptote sur le dbh : équation de Chapman-Richards, de Gompertz et logistique

L'équation de Chapman-Richards (Richards 1959) est un des modèles les plus utilisés par les forestiers pour décrire l'accroissement en diamètre ou en surface terrière (Zeide 1993, Parresol 1995, Zeide 2004).

Équation de Chapman-Richards :
$$\Delta dbh = dbhi * c * k * \left[\left(\frac{dbh}{dbh \max} \right)^{\frac{-1}{c}} - 1 \right]$$

Ce qui donne en intégrant par rapport au temps : $dbh(t) = dbh \max * (1 - e^{-k*t})^c$

Où (Heshmatol Vaezin 2006):

- dbhmax est l'asymptote,
- k est le taux de croissance (explique la rapidité avec laquelle la variable expliquée tend vers l'asymptote),
- c est le paramètre de forme (détermine la forme de la courbe de croissance et la position du point d'inflexion).

C'est une forme plus générale des équation logistique et de Gompertz qui sont des cas particuliers de l'équation de Chapman-Richards avec un point d'inflexion à respectivement 1/2 et 1/e de l'asymptote (Ricklefs 1968, Aggrey 2002). Bien que considérée comme plus flexible, elle est aussi critiquée car, d'après Ratkowsky (1983, cité par Zeide 1993), les propriétés de cette fonction conduisent à une forte instabilité dans l'estimation des paramètres.

Équation de Gompertz :
$$\Delta dbh = r * dbhi * \log\left(\frac{dbh \max}{dbh}\right)$$

Équation logistique (de Verhulst) :
$$\Delta dbh = r * dbhi * \left(1 - \frac{dbh}{dbh \max}\right)$$

4.2.2.2. Modèle sans asymptote

La question de la pertinence biologique d'un modèle de croissance diamétrique avec asymptote étant débattue (Morneau 2007), nous avons testé un autre modèle qui ne fait pas l'hypothèse d'une asymptote pour le diamètre.

Équation de type puissance :
$$\Delta dbh = a * dbhi^b * c^{dbh}$$

Cette équation correspond à la forme non linéarisée du modèle utilisé par Moravie et al. (1999) sur les données de *V. indica* à Uppangala.

Modèle de Moravie :
$$\log(\Delta dbh) = a + b * \log(dbhi) + c * dbhi$$

4.2.3. Ajustement d'une courbe de croissance moyenne

Pour pouvoir comparer le comportement moyen de croissance diamétrique des différentes espèces étudiées, on ajuste, pour chacune des équations présentées ci-dessus, une courbe moyenne par la méthode des moindres carrés grâce à la fonction *nls()* du package *Stats* de R développée par D. Bates et S. DebRoy (Bates and Watts 1988, Bates and Chambers 1992)

Le RMSE (root means square error) est utilisé pour comparer la qualité des ajustements réalisés avec les différents modèles sur un même jeu de données.

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (H_i - \hat{H}_i)^2}{n - p}}$$

H_i = accroissement observé pour l'individu i ,

\hat{H}_i = accroissement prédit pour l'individu i ,

n = nombre d'individus,

p = nombre de paramètre

4.2.4. Ajustement d'une courbe de croissance potentielle par régression par quantile

La régression par quantile (Koenker and Bassett 1978, Buchinsky 1998) permet d'ajuster une courbe de tendance entre deux variables pour toute portion donnée de la distribution de probabilité de la variable dépendante (de réponse) ; c'est-à-dire, par exemple, d'estimer la courbe médiane du nuage de point, ou, plus généralement, la courbe correspondant à n'importe quel quantile de la variable de réponse.

Jusqu'ici, la pratique courante en biologie et en écologie a été basée sur l'estimation de la courbe moyenne de la distribution de la variable de réponse en fonction d'un ensemble de variables explicatives. La régression par quantile permet d'avoir une description plus complète des relations entre deux variables, en balayant la réponse aux variations de la variable explicative, de la réponse minimum à la réponse maximum (Cade and Noon 2003).

La régression par quantile est encore peu utilisée en écologie (Cade and Noon 2003) ; cependant, elle s'avère utile lorsqu'il n'est pas possible de mettre en évidence des relations complexes entre des variables en prenant en compte uniquement une relation moyenne (Scharf et al. 1998, Cade and Noon 2003, Yu et al. 2003). Ceci en particulier lorsque le phénomène biologique déterminant la relation statistique d'intérêt principal est perturbé ou biaisé par des facteurs indépendants, ce qui est fréquemment le cas sur des données d'observation.

Cette méthode est particulièrement adaptée à notre cas, où nous cherchons à ajuster des enveloppes à un nuage de points issu d'un ensemble d'observations réalisées en milieu naturel (conditions non contrôlées) et sans échantillonnage stratifié a priori. En effet, en choisissant des quantiles extrêmes, on peut approcher l'estimation de l'enveloppe supérieure d'un nuage de point (Cade et al. 1999). Cette démarche est donc cohérente avec des modèles de croissance formulés comme un potentiel de croissance maximale et des termes de réduction de croissance intervenant sous forme multiplicative (Courbaud et al. 1993, Gourlet-Fleury and Houllier 2000, Canham et al. 2006, Papaik and Canham 2006), du type :

$$C = P * R$$

où C est la croissance mesurée

P est la croissance potentielle maximale dans le contexte écologique donné

R représente les facteurs réducteurs (compris entre 0 et 1) jouant sur la croissance (liés à l'individu, à la compétition par les voisins, au microsite...)

L'ajustement sur le quantile maximal permet alors de caractériser le potentiel P .

Une autre méthode parfois employée pour déterminer l'enveloppe supérieure d'un nuage de points est la régression par la méthode des moindres carrés traitant du maximum observé pour la variable réponse par classes de la variable explicative. Cependant, d'après Scharf et al. (1998) la régression par quantile présente moins de biais car elle évite de définir arbitrairement un nombre de classes, et de déterminer pour chaque classe la valeur de la variable explicative correspondant au maximum estimé.

Le choix du quantile (q) est déterminant pour définir l'enveloppe du nuage de points qu'on cherche à décrire et dépend du nombre d'observations (n). D'après Scharf et al. (1998), une limite acceptable est fixée par $q > 10/n$ pour l'enveloppe inférieure et $q < 1-10/n$ pour l'enveloppe supérieure. La valeur de $1-10/n$ sera donc retenue comme limite pour approcher l'enveloppe supérieure dans les analyses suivantes (Tableau 4-3).

Tableau 4-3. Détermination de la limite du quantile de la courbe enveloppe supérieure en fonction du nombre d'observations pour les accroissements annuels.

Espèce	n	$q = 1-10/n$
<i>Dipterocarpus indicus</i>	111	0,91
<i>Vateria indica</i>	459	0,98
<i>Knema attenuata</i>	148	0,93
<i>Humboldtia brunonis</i>	509	0,98

La régression linéaire par quantile a été étendue aux équations non linéaires (Koenker and Park 1994). Elle s'appuie sur les méthodes « de point intérieur », algorithmes qui permettent de résoudre des problèmes d'optimisation convexe par une série de problèmes approchés et de plus en plus proche. Un « paramètre barrière », censé tendre vers 0, permet de se rapprocher du problème à résoudre et une « fonction barrière » force la solution à se trouver à l'intérieur du domaine réalisable.

Pour estimer la croissance potentielle maximum, l'enveloppe supérieure est ajustée sous R par régression non linéaire par quantile grâce à la fonction *nlsrq()* du package *quantreg* développé par Koenker (voir Koenker 2005 pour plus de détails).

Cependant, cette méthode n'est pas robuste pour les trois équations présentant une asymptote sur le dbh, si on essaye d'ajuster directement sur les données observées les trois paramètres – dbhmax, c et k – pour l'équation de Chapman-Richards ou même simplement les deux paramètres – dbhmax et r – pour les équations de Gompertz et logistique.

Pour éviter ce problème, la valeur du paramètre dbhmax est donc initialement fixée au maximum observé, pour l'espèce, sur l'ensemble du dispositif d'étude pour l'ajustement de la courbe enveloppe supérieure (Tableau 4-4).

Tableau 4-4. Détermination du dbhmax à partir des observations du dispositif d'Uppangala. – arbres les plus gros rencontrés.

Espèce	Identifiant de l'arbre	Date de mesure	dbh mesuré	dbhmax
<i>Dipterocarpus indicus</i>	U242	1999	133,4	134
<i>Vateria indica</i>	E244	2008	127,5	128
<i>Knema attenuata</i>	B211	2004	64,6	65
<i>Humboldtia brunonis</i>	E369	2008	21,9	22

Une valeur plausible du dbhmax étant fixée a priori, on teste ensuite d'autres valeurs supérieures au dbhmax observé sur le dispositif et on étudie l'évolution de la qualité de l'ajustement grâce à la déviance du modèle.

De plus, pour l'équation de Chapman-Richards, l'existence de minimums locaux rend les résultats instables en fonction des paramètres de départ choisis pour l'ajustement, même avec le paramètre *dbhmax* fixé. Une exploration de la déviance du modèle en fonction des paramètres de départ est donc réalisée pour déterminer les valeurs de *c* et *k* correspondant à la déviance minimum. L'équation est ajustée avec des valeurs de départ de *c* et *k* variant respectivement de 1 à 10 avec un pas de 0.2 et de 0.01 à 0.05 avec un pas de 0.01.

Pour chaque couple de paramètres *c* et *k*, la déviance initiale du modèle est calculée grâce à la fonction *nlrq()* du package *Quantreg* de R. Les valeurs de *c* et *k* correspondant à la déviance minimum sont retenues, la courbe correspondant à ces valeurs est projetée sur les données observées et la qualité de l'ajustement est évaluée de manière visuelle.

Si l'ajustement n'est pas satisfaisant (en particulier pour les individus les plus gros), la même méthode est appliquée avec des valeurs de *dbhmax* plus élevées. Pour chaque valeur de *dbhmax*, la courbe finale est projetée sur les données observées et on choisit la « meilleure » courbe par analyse visuelle de la qualité de l'ajustement sur les valeurs extrêmes. Pour aider au choix, les courbes d'évolution du dbh en fonction du temps peuvent également être représentées sur un graphique.

Ce problème d'instabilité n'étant pas rencontré pour les équations de Gompertz et logistique, les paramètres retenus sont ceux après ajustement à l'aide de la fonction *nlrq()*.

4.2.5. Extrapolation de l'évolution du dbh en fonction de l'âge

Nous avons vu que la fonction de Chapman-Richards était intégrable par rapport au temps (cf.

§ 4.2.2.1) sous la forme $dbh(t) = dbh_{max} * (1 - e^{-k*t})^c$.

Cette formule sera utilisée pour extrapoler l'évolution du dbh en fonction de l'âge d'un arbre à partir des ajustements de l'équation de Chapman-Richards pour les espèces principales.

4.2.6. Régression en fonction des classes de CP sur les résidus de l'ajustement de la croissance potentielle

Pour chaque espèce pour laquelle le CP a été estimé, une régression est effectuée à l'aide de la fonction *lm()* de R sur les résidus de l'ajustement de la courbe enveloppe supérieure en fonction des classes de CP.

4.3. Résultats

4.3.1. Ajustement de la croissance moyenne

Les ajustements réalisés sur les quatre espèces mettent en évidence la rigidité des équations de Gompertz et logistique comparées à la flexibilité des équations de Chapman-Richards et puissance (Figure 4-3). La Figure 4-3 montre une plus grande différence entre ces deux catégories d'équations pour *D. indicus* et *H. brunonis* que pour *V. indica* et *K. attenuata*. Quelle que soit l'espèce considérée, les équations de Gompertz et logistique ne permettent pas de prendre en compte les accroissements élevés mesurés sur les individus de moins de 10 cm de dbh.

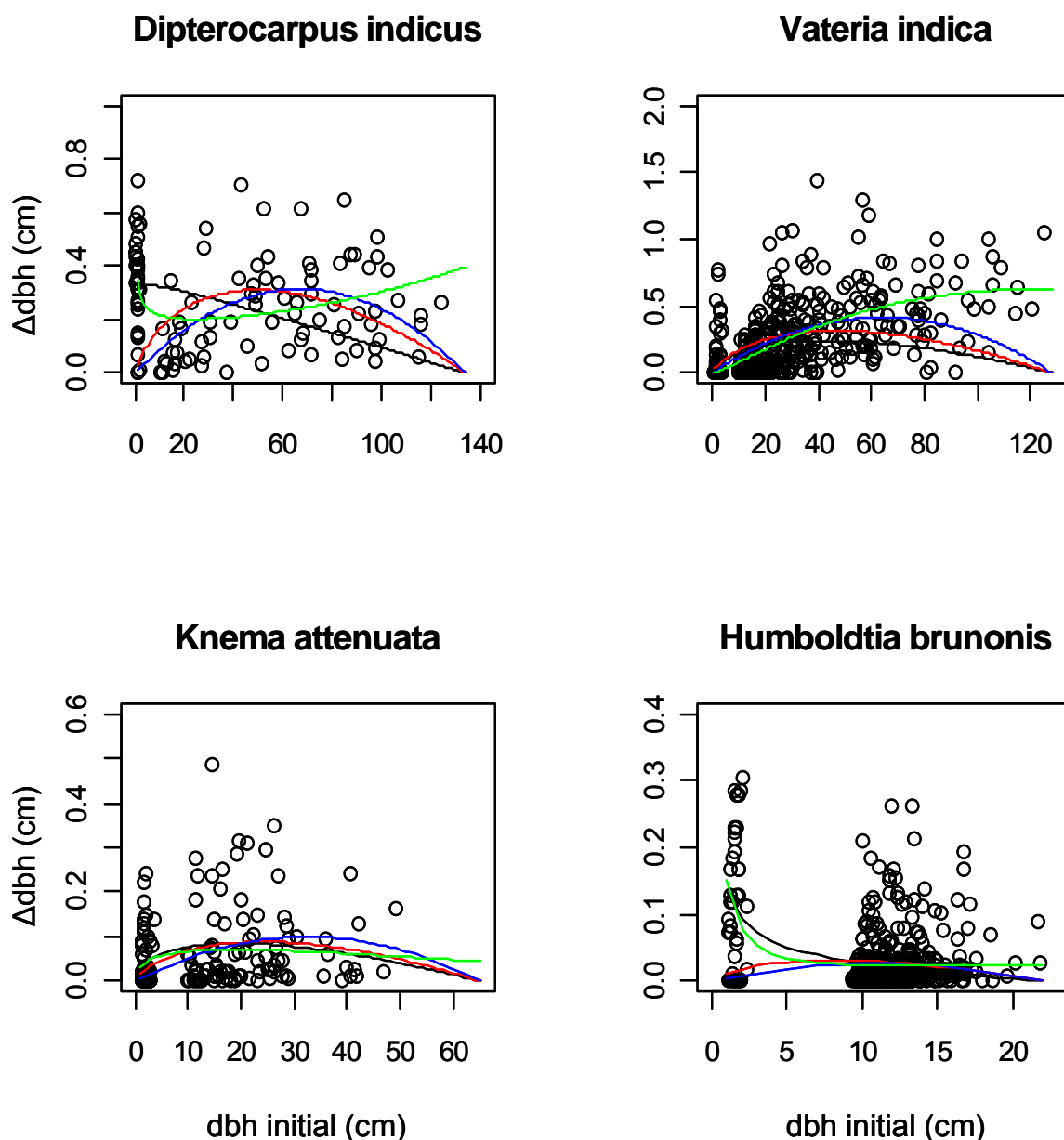


Figure 4-3. Ajustement de la croissance moyenne par espèce pour les équations de Chapman-Richards (en noir), Gompertz (en rouge), logistique (en bleu) et puissance (en vert).

L'ajout des individus de moins de 10 cm de dbh est très informatif mais rend difficile l'ajustement de fonctions telles que la fonction puissance ; celle-ci donne ici des résultats très

différents de ceux obtenus seulement sur les individus de plus de 10 cm de dbh (cf résultats de Moravie et al. 1999 sur *V. indica*).

Pour *D. indicus*, le meilleur ajustement est obtenu avec l'équation de type puissance (Tableau 4-5, Tableau 4-6). Ce qui correspond à un accroissement élevé pour les arbres de petit diamètre et de gros diamètre et un infléchissement de l'accroissement pour les classes de diamètre intermédiaires. Parmi les fonctions avec asymptote sur le dbh, le meilleur ajustement est obtenu avec la fonction de Chapman-Richards.

Pour *V. indica*, la fonction de type puissance diffère peu des équations de Gompertz et logistique pour les petits diamètres mais, grâce à l'absence d'asymptote, elle permet de mieux rendre compte de l'accroissement moyen qui reste élevé pour les plus gros diamètres (Figure 4-3). Si on considère le RMSE, c'est l'équation de type puissance qui donne le meilleur ajustement. L'ajustement réalisé avec une fonction de Chapman-Richards est le plus mauvais. Pour *K. attenuata*, les courbes ajustées diffèrent peu pour les quatre fonctions. D'ailleurs, seul l'ajustement par une équation logistique présente une qualité légèrement inférieure si on considère le RMSE.

Pour *H. brunonis*, le meilleur ajustement est obtenu avec l'équation de type puissance, l'ajustement par une équation de Chapman-Richards est de qualité très légèrement inférieure. D'ailleurs, les ajustements des deux types d'équations donnent des courbes très proches (Figure 4-3) : l'accroissement moyen est très élevé (et les accroissements individuels sont très variables) pour les diamètres les plus petits puis diminue lorsque le dbh augmente.

Tableau 4-5. Résultats de l'ajustement de la courbe moyenne pour les équations de Chapman-Richards, Gompertz, logistique et puissance pour les quatre espèces.

espèce	dbhmax (cm)	Chapman-Richards		Gompertz	Logistique	Puissance		
		c	k	r	r	a	b	c
<i>D. indicus</i>	134	1,04	0,0028	0,0063	0,0094	0,34	-0,24	1,01
<i>V. indica</i>	128	7,74*	0,0048*	0,0067	0,013	0,0048	1,27	0,99
<i>K. attenuata</i>	65	2,83	0,0029	0,0037	0,0061	0,034	0,38	0,99
<i>H brunonis</i>	22	0,65	0,0018	0,0038	0,0048	0,14	-1,10	1,08

*ajustement direct impossible avec la fonction nls() de R, les paramètres c et k sont fixés alternativement et le meilleur ajustement est sélectionné

Tableau 4-6. Comparaison des RMSE obtenus lors des ajustements des quatre types d'équation.

espèce	Chapman- Richards	Gompertz	Logistique	Puissance
<i>D. indicus</i>	0,20	0,24	0,25	0,17
<i>V. indica</i>	0,25	0,24	0,22	0,21
<i>K. attenuata</i>	0,087	0,087	0,089	0,087
<i>H brunonis</i>	0,049	0,055	0,056	0,048

Quel que soit le type d'équation considéré, la courbe moyenne d'accroissement de *H. brunonis* est située en dessous de celle de *K. attenuata*, elle-même en dessous de celles des deux Dipterocarpaceae *V. indica* et *D. indicus* (Figure 4-4).

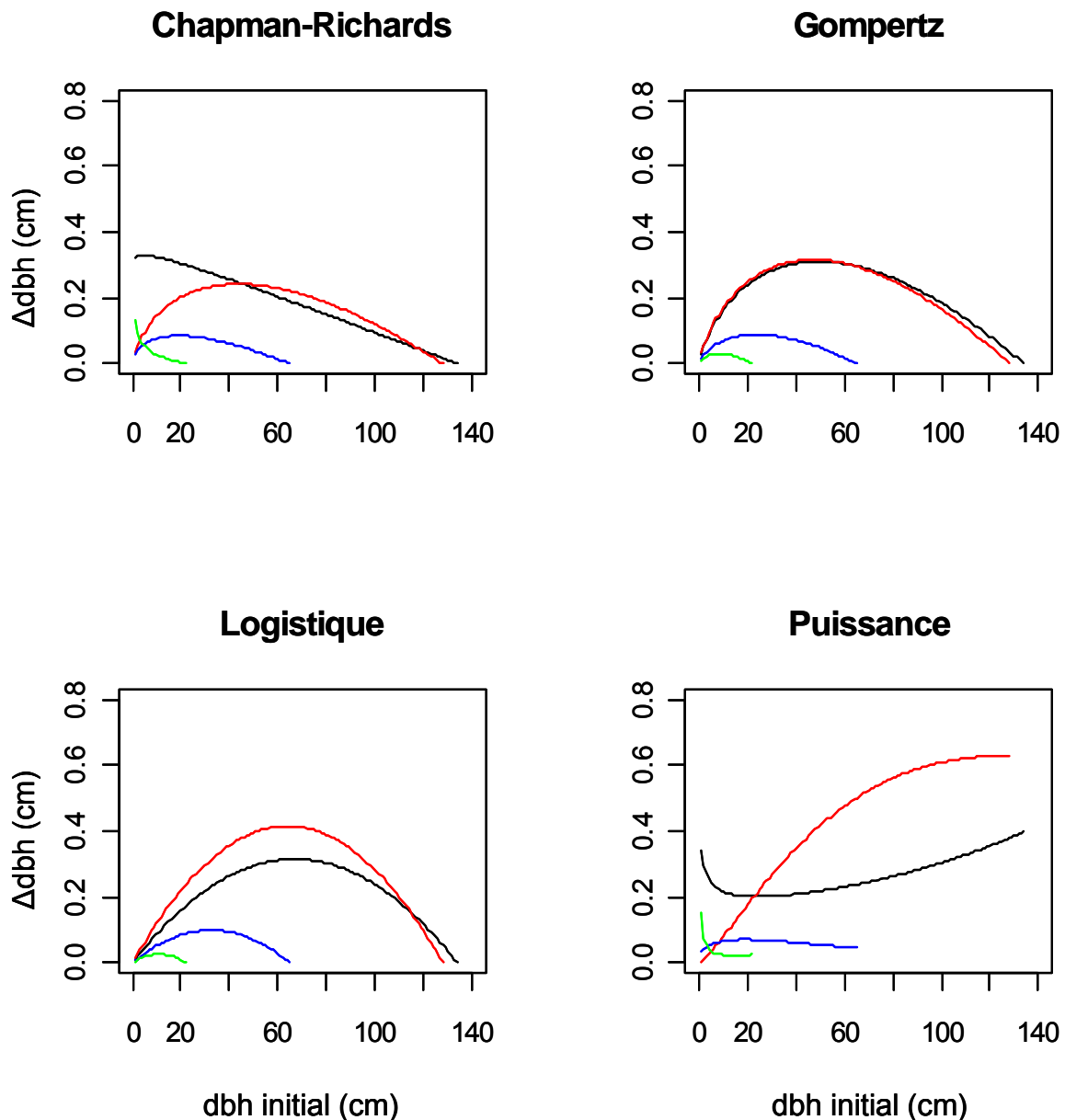


Figure 4-4. Ajustement de la croissance moyenne pour les quatre équations testées sur *Dipterocarpus indicus* (en noir), *Vateria indica* (en rouge), *Knema attenuata* (en bleu) et *Humboldtia brunonis* (en vert).

Cependant, selon le type d'équation considéré, la position relative des courbes des deux Dipterocarpaceae n'est pas la même : avec un ajustement par une équation de Gompertz, la croissance moyenne des deux espèces est équivalente ; alors qu'avec un ajustement par une équation logistique, la croissance moyenne de *V. indica* est supérieure à celle de *D. indicus*. Si on considère l'équation de type puissance, qui représente le meilleur ajustement, la croissance de *D. indicus* est plus élevée pour les petits diamètres (jusqu'à 20 cm) puis celle de *V. indica* devient plus élevée.

A titre d'évaluation qualitative des ajustements obtenus, nous extrapolons la croissance en diamètre en fonction du temps pour l'équation de Chapman-Richards (Figure 4-5). Au bout de 1000 ans, les quatre espèces apparaissent encore relativement loin de leur dbhmax. Soit la croissance moyenne est sous-estimée (notamment pour les juvéniles de *V. indica* et *K. attenuata*), soit elle n'est pas représentative du comportement de croissance des arbres et ceux-ci connaissent des périodes de forte croissance dont les observations ne rendent pas bien

compte ; ce qui semble vraisemblable au vu des fortes variations intra-individuelles observées concernant les accroissements annuels.

Chapman-Richards

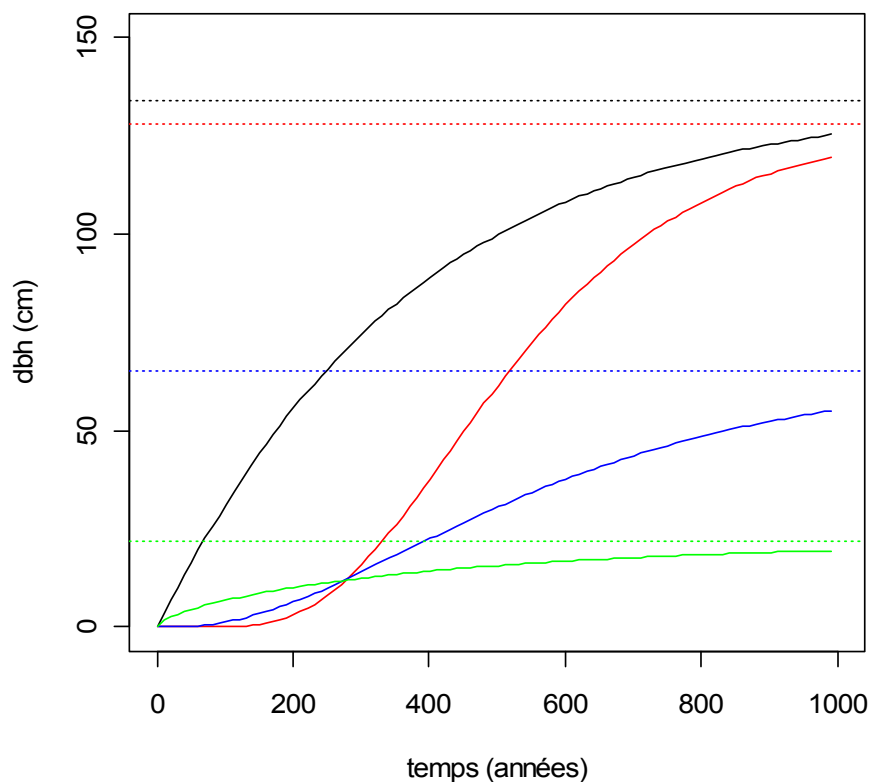


Figure 4-5. Évolution du dbh en fonction de l'âge, extrapolée à partir des ajustements de l'équation de Chapman-Richards sur *Dipterocarpus indicus* (en noir), *Vateria indica* (en rouge), *Knema attenuata* (en bleu) et *Humboldtia brunonis* (en vert).

4.3.2. Ajustement de la croissance potentielle par régression quantile

4.3.2.1. Ajustement aux données de *Dipterocarpus indicus*

Pour l'équation de Chapman-Richards, si on considère le dbhmax fixé à la valeur observée sur le dispositif (134 cm), la déviance est minimum pour $c=1,2$ et $k=0,008$ (Figure 4-6, Tableau 4-7). On peut encore améliorer l'ajustement du modèle avec cette équation en augmentant le dbhmax, le meilleur ajustement étant obtenu avec dbhmax=170 cm (Tableau 4-7).

Pour les équations de Gompertz et logistique, le meilleur ajustement est obtenu avec le dbhmax observé sur le dispositif (134 cm). Pour l'ajustement de l'équation de type puissance ($\Delta dbh = a * dbh^b * c^{dbh}$), on trouve $a=0,56$; $b=-0,064$ et $c=1,00$.

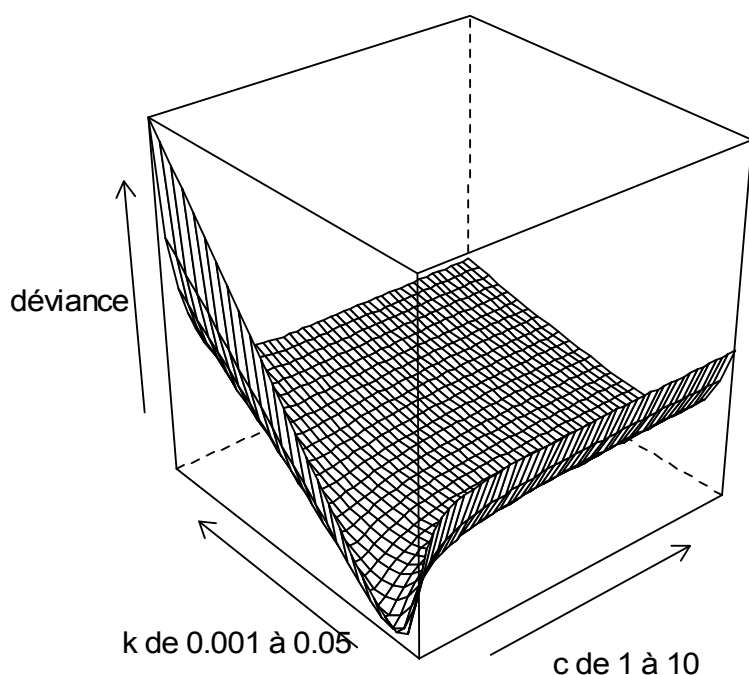


Figure 4-6. Évolution de la déviance en fonction des valeurs de départ des paramètres c et k pour l'ajustement de l'équation de Chapman-Richards (avec $dbh_{max} = 134$ cm) aux données de *Dipterocarpus indicus*.

Pour l'équation de Chapman-Richards et l'équation de type puissance, l'ajustement sur le quantile supérieur est visuellement correct (Figure 4-7). Par contre, les équations de Gompertz et logistique ne permettent pas de prendre en compte les accroissements élevés mesurés dans les petites classes de dbh (inférieur à 10 cm).

Tableau 4-7. Paramètres correspondant à la déviance minimum obtenue avec différents dbh_{max} (fixés a priori) lors de l'ajustement de la courbe enveloppe supérieure aux données de *Dipterocarpus indicus* avec un quantile de 0,91 pour les équations de Chapman-Richards, de Gompertz et logistique.

dbhmax (cm)	Courbe*	Chapman-Richards			Gompertz		Logistique	
		c départ	k départ	déviance	r ajusté	déviance	r ajusté	déviance
134	noire	1,2	0,008	4,62	0,014	11,25	0,019	12,50
140	rouge	1,2	0,008	4,28	0,014	11,26	0,019	12,51
150	bleue	1,2	0,008	4,15	0,011	11,28	0,016	12,64
160	verte	1,2	0,006	3,96	0,010	11,38	0,016	12,74
170	orange	1,2	0,006	3,72	0,0099	11,49	0,015	12,84
180	violette	1,2	0,006	3,80	0,0094	11,59	0,014	12,91

*(cf. Figure 4-7)

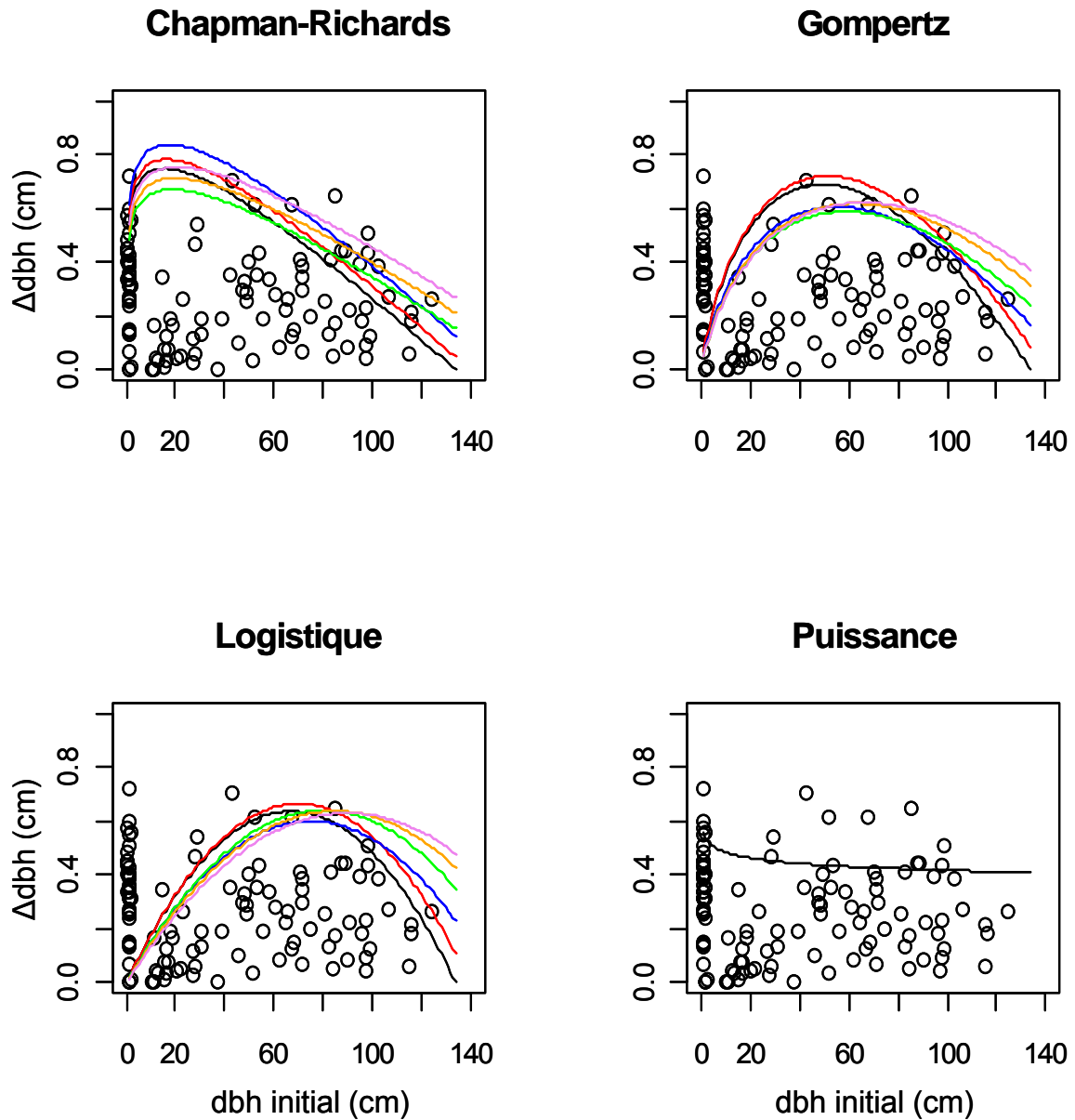


Figure 4-7. Ajustements des différentes fonctions de croissance aux données de *Dipterocarpus indicus*.

Les meilleurs ajustements pour chaque type d'équation sont projetés sur les observations (Figure 4-8).

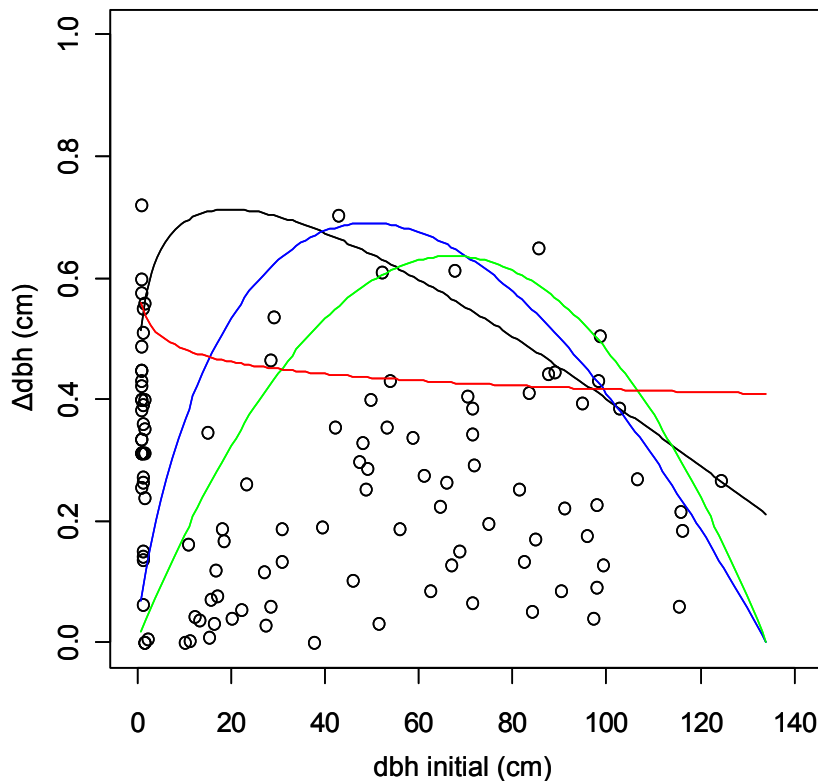


Figure 4-8. Ajustement du meilleur modèle pour les équations de Chapman-Richards (en noir), de Gompertz (en bleu), logistique (en vert) et de type puissance (en rouge) pour *Dipeocarpus indicus*.

4.3.2.2. Ajustement aux données de *Vateria indica*

Pour l'équation de Chapman-Richards, si on considère le dbhmax fixé à la valeur observée sur le dispositif (128 cm), la déviance est minimum pour $c=10$ et $k=0,028$ (Figure 4-9, Tableau 4-8). La méthode montre là une de ses limites car le paramètre c retenu correspond à la limite supérieure de l'intervalle testé. Si on explore les valeurs supérieures à ce paramètre, la déviance minimum est obtenue pour des valeurs non pertinentes.

On peut cependant améliorer l'ajustement du modèle avec cette équation en augmentant le dbhmax, le meilleur ajustement étant obtenu avec dbhmax=230 cm (Tableau 4-7) ; ce qui peut aussi apparaître comme assez douteux, compte tenu de la valeur effectivement observée.

Pour l'équation de Gompertz, le meilleur ajustement est obtenu avec dbhmax=195 cm et pour l'équation logistique, avec dbhmax=160 cm. Pour l'ajustement de l'équation de type puissance ($\Delta dbh = a * dbhi^b * c^{dbhi}$), on trouve $a=0,46$; $b=0,17$ et $c=1,00$.

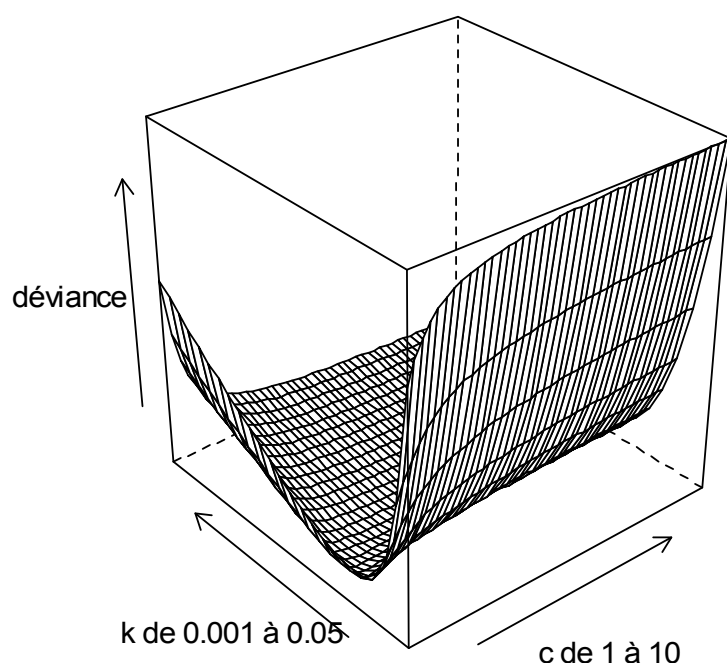


Figure 4-9. Evolution de la déviance en fonction des valeurs de départ des paramètres c et k pour l'ajustement aux données de *Vateria indica* de l'équation de Chapman-Richards avec $dbh_{max} = 128$ cm.

Tableau 4-8. Paramètres correspondant à la déviance minimum obtenue pour différents dbh_{max} (fixés a priori) lors de l'ajustement de la courbe enveloppe supérieure aux données de *Vateria indica* avec un quantile de 0.98 pour les équations de Chapman-Richards, de Gompertz et logistique.

dbhmax (cm)	Courbe*	Chapman-Richards			Gompertz		Logistique	
		c départ	k départ	déviance	r ajusté	déviance	r ajusté	déviance
128	noir	10	0,028	11,16	0,028	10,98	0,048	10,47
140	rouge	10	0,024	9,57	0,025	9,47	0,038	9,76
155		-	-	-	-	-	0,036	9,53
160	vert	-	-	-	-	-	0,037	9,52
165		-	-	-	-	-	0,037	9,57
180		-	-	-	0,020	8,56	0,034	9,67
190		-	-	-	0,019	8,54	-	-
195	vert	-	-	-	0,0185	8,53	-	-
200		-	-	-	0,018	8,54	-	-
210		2,4	0,012	7,87	0,017	8,59	-	-
220		2	0,01	7,84	0,017	8,64	-	-
230	vert	2	0,01	7,71	-	-	-	-
240		2	0,01	7,73	-	-	-	-

*(cf. Figure 4-10)

De même que pour *D. indicus*, on observe que les équations de Gompertz et logistique ne permettent pas de prendre en compte les accroissements élevés mesurés dans les petites classes de dbh (Figure 4-10).

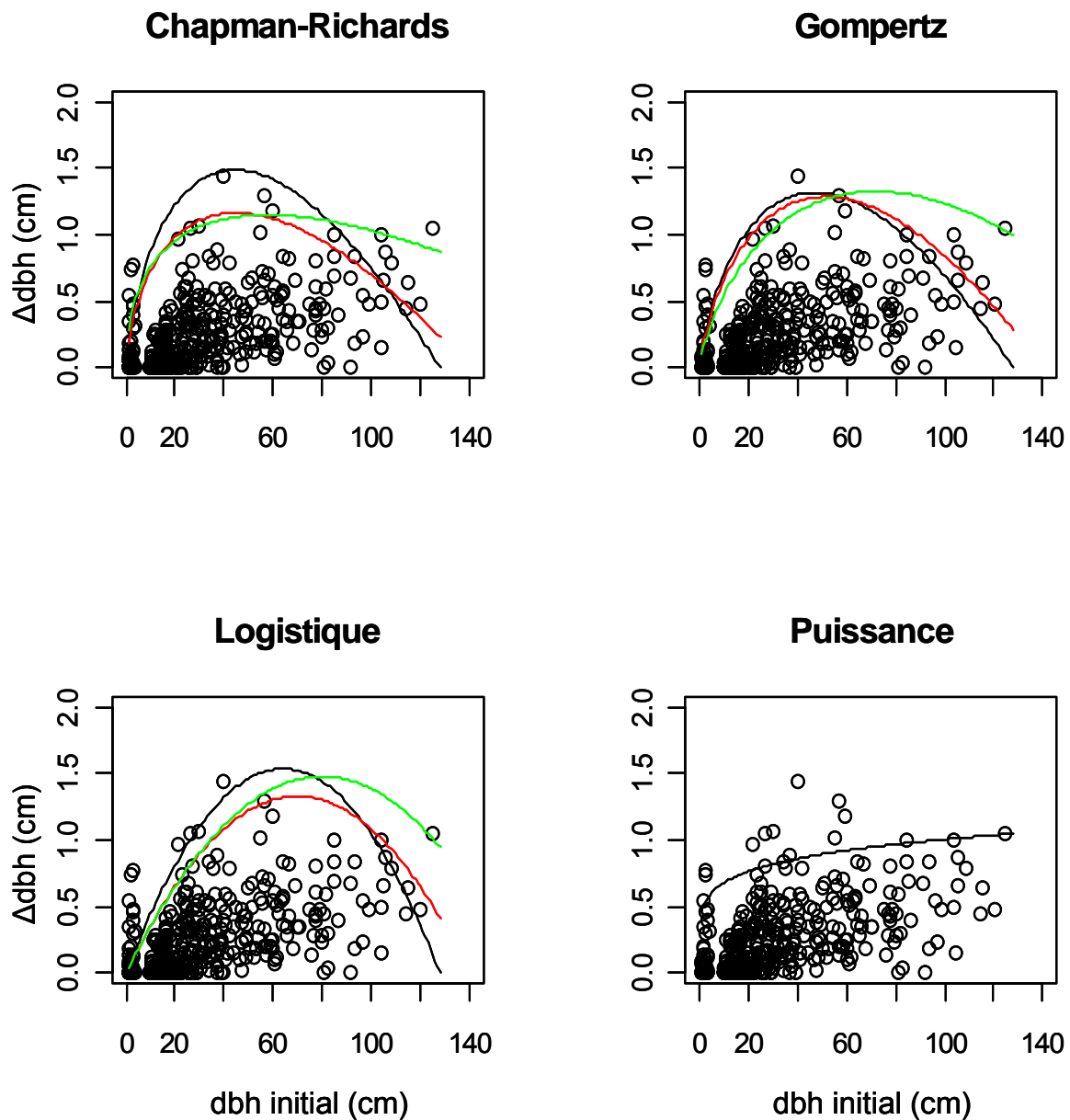


Figure 4-10. Ajustements des différentes fonctions de croissance aux données de *Vateria indica*.

Les meilleurs ajustements pour chaque type d'équation sont projetés sur les observations (Figure 4-11).

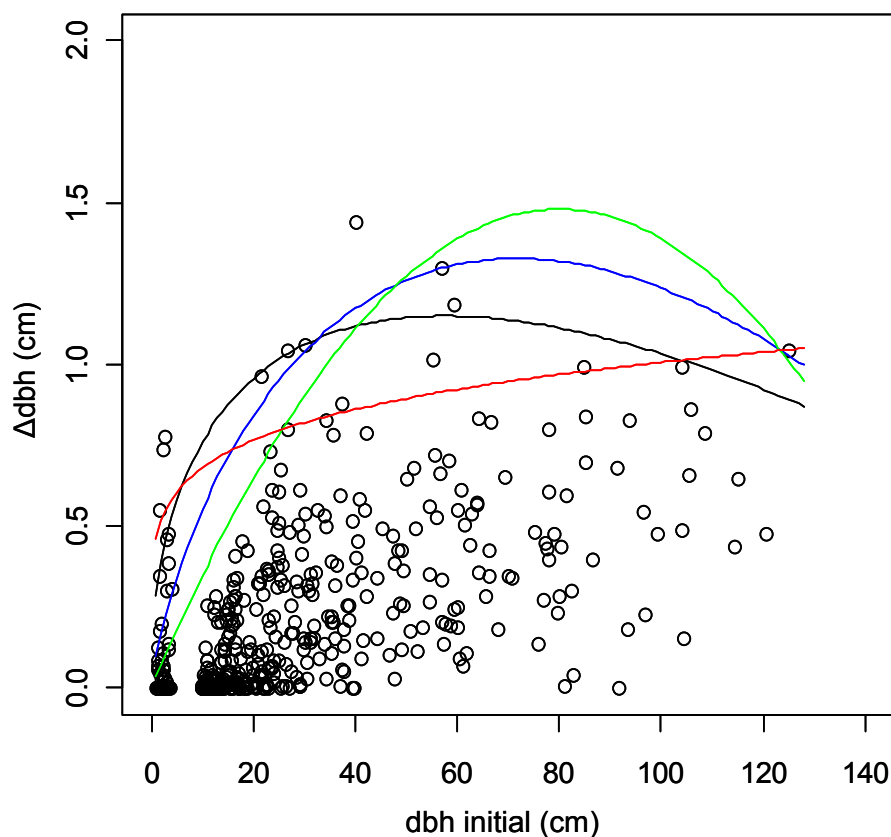


Figure 4-11. Ajustement du meilleur modèle pour les équations de Chapman-Richards (en noir), de Gompertz (en bleu), logistique (en vert) et de type puissance (en rouge) pour *Vateria indica*.

4.3.2.3. Ajustement aux données de *Knema attenuata*

Pour l'équation de Chapman-Richards, si on considère le dbhmax fixé à la valeur observée sur le dispositif (65 cm), la déviance est minimum pour $c=2,8$ et $k=0,01$ (Figure 4-12, Tableau 4-9). Si on explore une plus large gamme de dbhmax, la déviance est minimum pour dbhmax = 75 cm pour l'équation de Chapman-Richards et pour dbhmax = 65 cm pour les équations de Gompertz et logistique (Tableau 4-9). Pour l'ajustement de l'équation de type puissance ($\Delta dbh = a * dbhi^b * c^{dbh_i}$), on trouve $a=0,11$; $b=0,51$ et $c=0,97$.

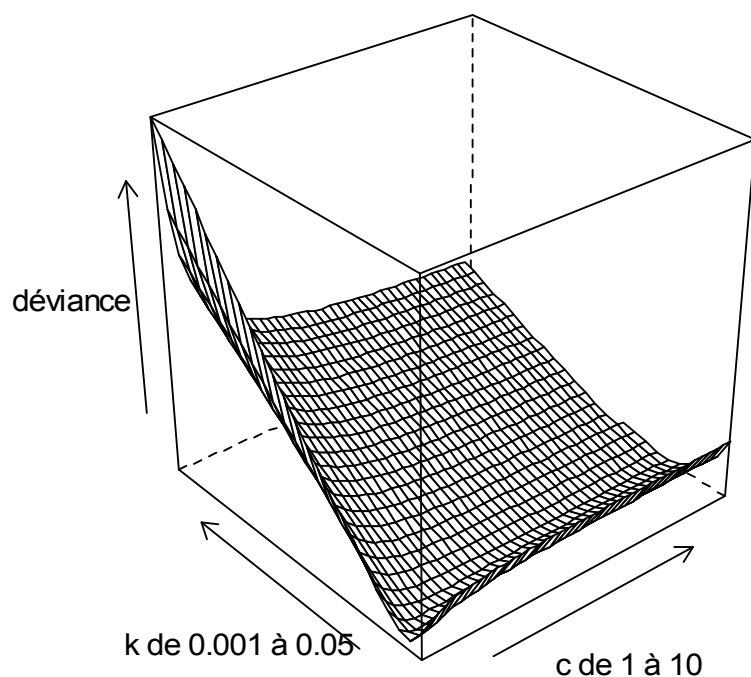


Figure 4-12. Evolution de la déviance en fonction des valeurs de départ des paramètres c et k pour l'ajustement de l'équation de Chapman-Richards avec $dbh_{max} = 65$ cm aux données de *Knema attenuata*.

Tableau 4-9. Paramètres correspondant à la déviance minimum obtenue pour différents dbh_{max} lors de l'ajustement de la courbe enveloppe supérieure aux données de *Knema attenuata* avec un quantile de 0,98 pour les équations de Chapman-Richards, de Gompertz et logistique.

dbhmax (cm)	Courbe*	Chapman-Richards			Gompertz		Logistique	
		c départ	k départ	déviance	r ajusté	déviance	r ajusté	déviance
65	noire	2,8	0,01	2,26	0,013	2,46	0,022	3,07
70	rouge	3	0,01	2,25	0,012	2,50	0,021	3,12
75	verte	2,2	0,008	2,23	0,011	2,54	0,020	3,16
80	bleue	2,4	0,008	2,24	-	-	-	-
85	orange	1,8	0,006	2,26				

* (cf. Figure 4-13)

L'ajustement est visuellement correct malgré un individu qui présente un accroissement très élevé par rapport au reste du nuage de point (Figure 4-13). La fonction de Chapman-Richards est celle dont l'ajustement sous-estime le moins la croissance des juvéniles par rapport aux observations.

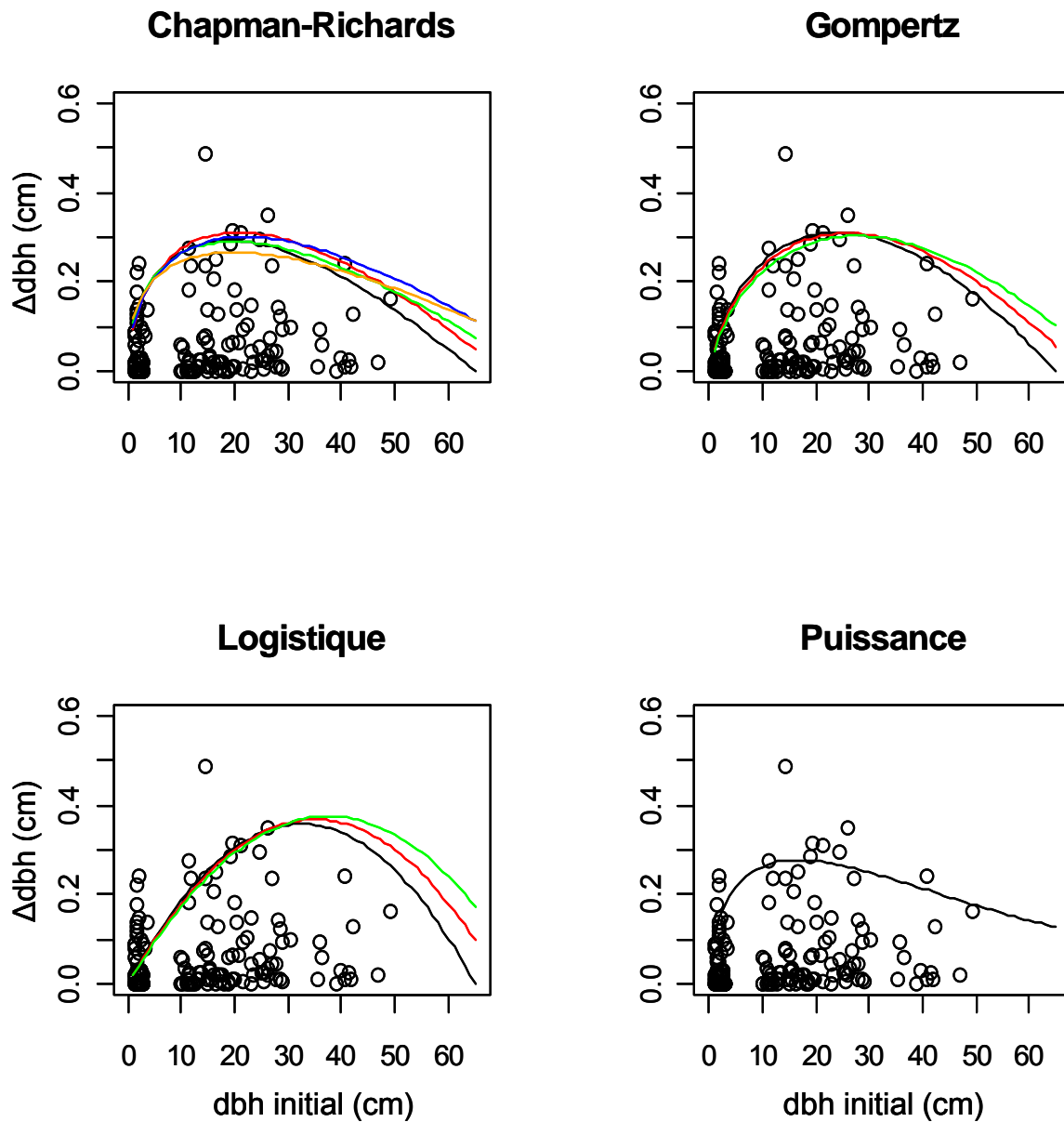


Figure 4-13. Ajustements des différentes fonctions de croissance aux données de *Knema attenuata*.

Les meilleurs ajustements pour chaque type d'équation sont projetés sur les observations (Figure 4-14).

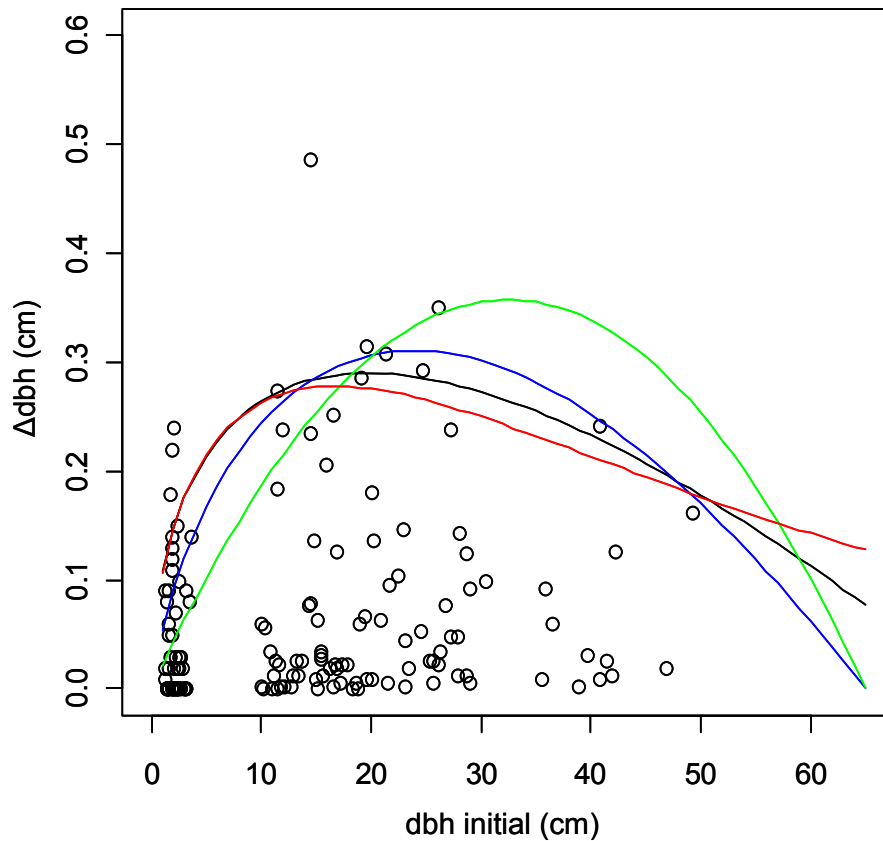


Figure 4-14. Ajustement du meilleur modèle pour les équations de Chapman-Richards (en noir), de Gompertz (en bleu), logistique (en vert) et de type puissance (en rouge) pour *Knema attenuata*.

4.3.2.4. Ajustement aux données de *Humboldtia brunonis*

Pour les trois équations avec asymptote (Chapman-Richards, Gompertz et logistique), les observations des individus les plus gros sont mieux ajustées avec un dbhmax de 22 cm (Tableau 4-10). Cependant, avec l'équation de Chapman-Richards, les accroissements des individus intermédiaires, pour lesquels les données sont partielles, semblent surestimés avec ce dbhmax (Figure 4-15). On conserve donc l'ajustement avec dbhmax = 23 cm pour cette équation. Pour l'ajustement de l'équation de type puissance ($\Delta dbh = a * dbhi^b * c^{dbh_i}$), on trouve $a=0,38$; $b=-0,61$ et $c=1,06$.

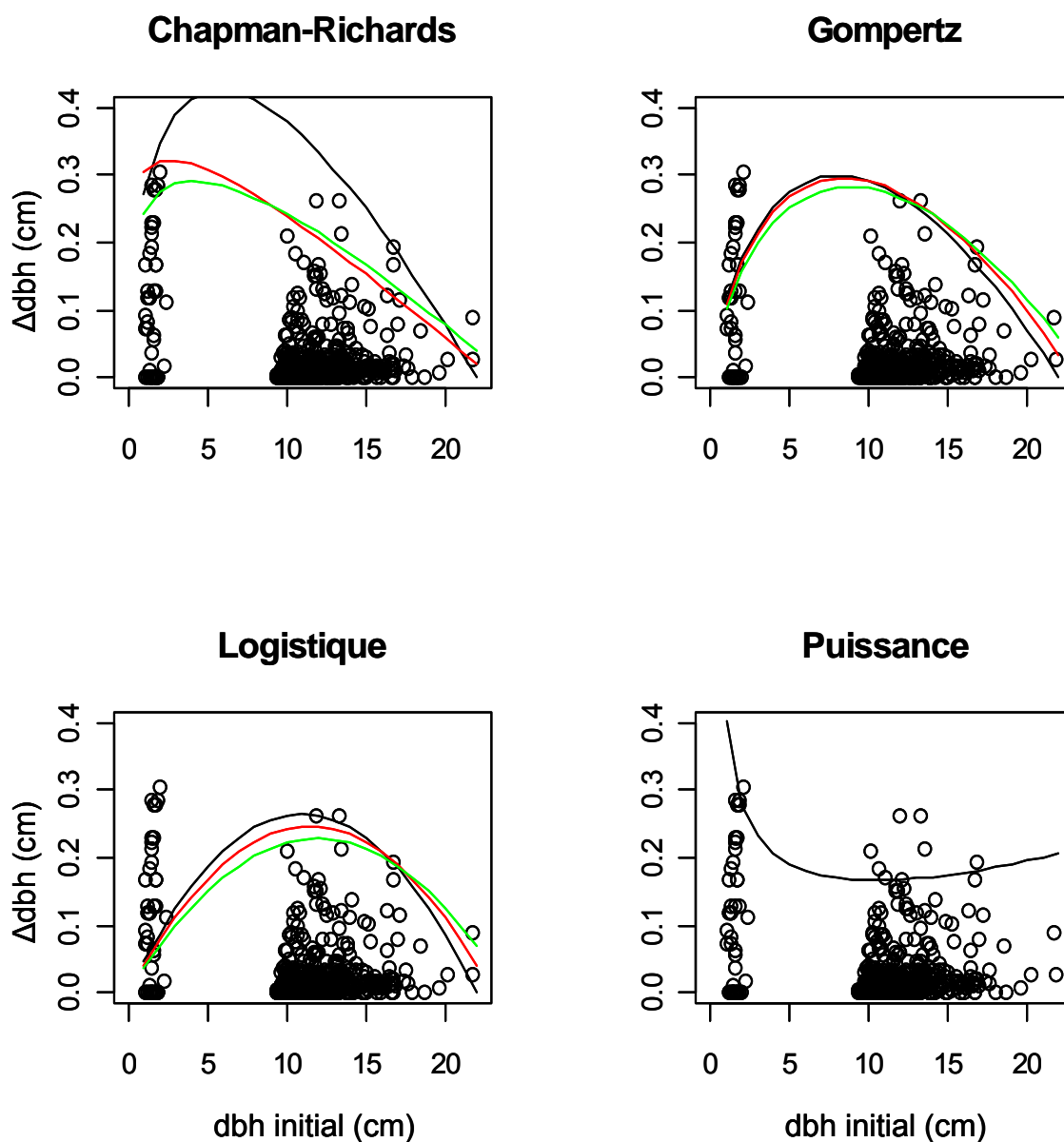


Figure 4-15. Ajustements des différentes fonctions de croissance aux données de *Humboldtia brunonis*.

Tableau 4-10. Paramètres correspondant à la déviance minimum obtenue pour différents dbhmax lors de l'ajustement de la courbe enveloppe supérieure aux données de *Humboldtia brunonis* avec un quantile de 0.98 pour les équations de Chapman-Richards, de Gompertz et logistique.

dbhmax (cm)	Courbe*	Chapman-Richards			Gompertz		Logistique	
		c départ	k départ	déviance	r ajusté	déviance	r ajusté	déviance
22	noire	2.2	0.04	2.16	0.037	3.43	0.048	4.89
23	rouge	1.2	0.02	2.22	0.035	3.47	0.043	4.89
24	verte	1.4	0.02	2.25	0.032	3.53	0.038	4.92

* (cf Figure 4-15)

Les meilleurs ajustements pour chaque type d'équation sont projetés sur les observations (Figure 4-16).

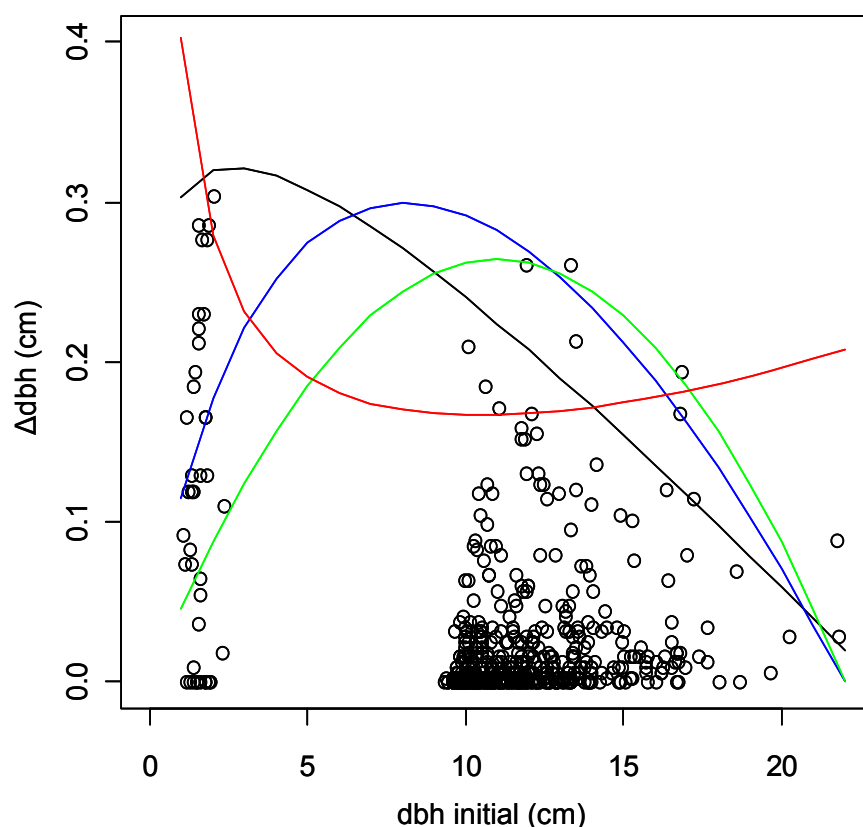


Figure 4-16. Ajustement du meilleur modèle pour les équations de Chapman-Richards (en noir), de Gompertz (en bleu), logistique (en vert) et de type puissance (en rouge) pour *Humboldtia brunonis*.

4.3.2.5. Comparaison des espèces

L'ajustement avec une fonction de Chapman-Richards apparaît comme bien adapté pour les quatre espèces étudiées mais cette fonction demeure difficile à ajuster dans certains cas (notamment pour *V. indica*, qui est pourtant une espèce pour laquelle les données sont nombreuses).

La fonction puissance donne des résultats assez surprenants, très différents de ceux obtenus par Moravie et al. (1999) sur les données croissance de *V. indica* qui étaient disponibles avant 1998 (suivi moins long, pas d'individus inférieurs à 10 cm de dbh).

Les fonctions de Gompertz et logistique donnent des résultats assez similaires pour chaque espèce, seul le point d'inflexion varie. Elles ajustent très mal les données des arbres de diamètre <10 cm, pour lesquels la croissance observée se révèle forte, compte tenu du fait qu'elles placent le point d'inflexion de façon rigide sur des diamètres intermédiaires.

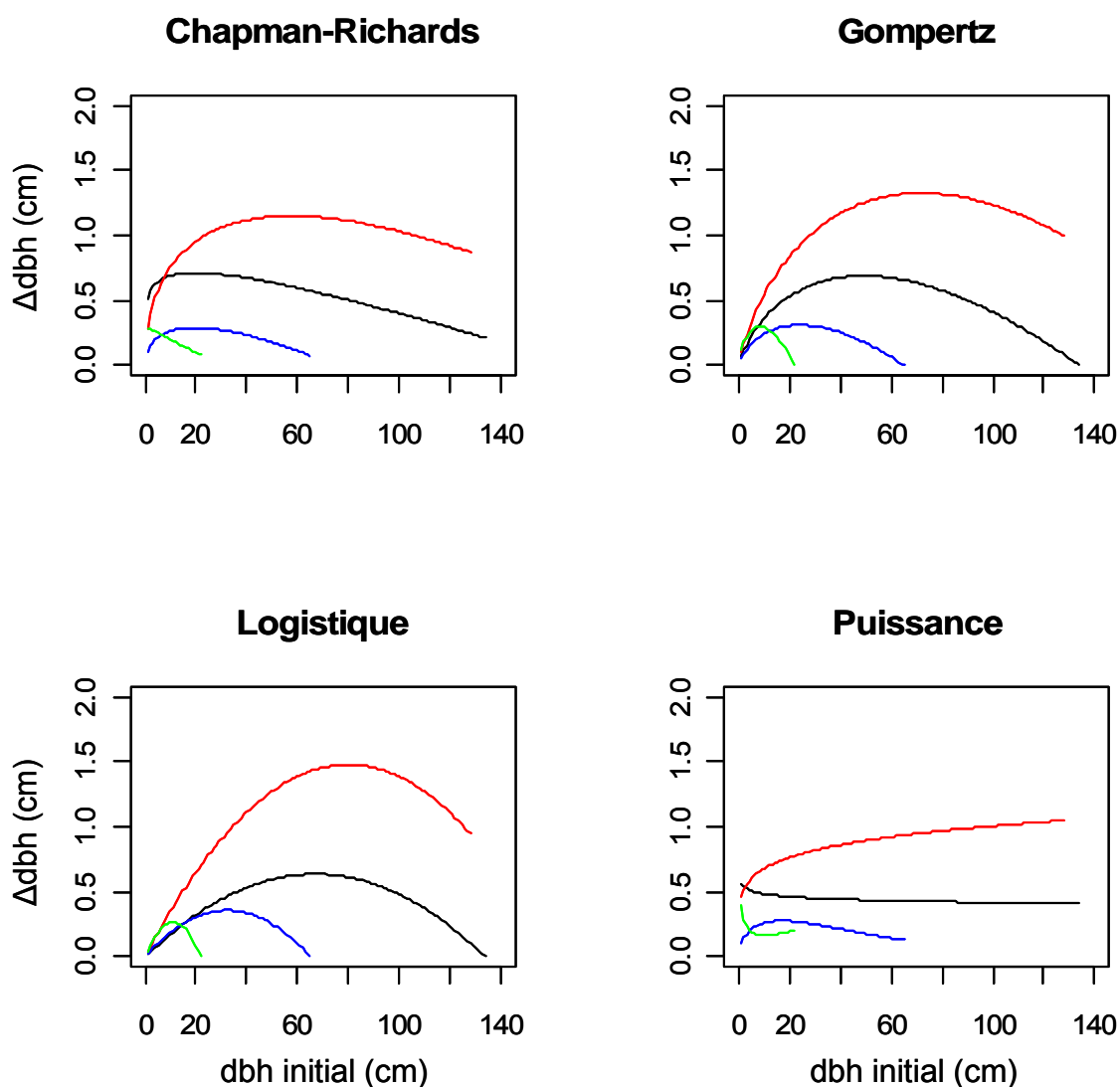


Figure 4-17. Meilleurs ajustements de chaque type d'équation pour *Dipterocarpus indicus* (en noir), *Vateria indica* (en rouge), *Knema attenuata* (en bleu) et *Humboldtia brunonis* (en vert).

Quel que soit le type d'équation considéré, l'espèce ayant la plus forte croissance potentielle est *V. indica*, suivie de *D. indicus* (Figure 4-17). Cependant, *D. indicus* présente des accroissements plus élevés dans les petits diamètres pour les équations de Chapman-Richards et puissance. Avec ces deux types d'équations, *K. attenuata* a une croissance potentielle inférieure à celle des deux Dipterocarpaceae et supérieure à celle d'*H. brunonis*, excepté pour les diamètres les plus petits pour lesquels *H. brunonis* présente une croissance potentielle quasiment aussi élevée que celle de *V. indica*.

À partir des meilleurs ajustements de la croissance potentielle avec une fonction de Chapman-Richards (Tableau 4-11), les prédictions de l'évolution du dbh en fonction de l'âge sont projetées (Figure 4-18).

Tableau 4-11. Récapitulatif des ajustements d'une fonction de Chapman-Richards pour les quatre espèces.

espèce	dbhmax	c	k	courbe
<i>Dipterocarpus indicus</i>	170	1,2	0,006	noire
<i>Vateria indica</i>	230	2	0,01	rouge
<i>Knema attenuata</i>	75	2,2	0,008	verte
<i>Humboldtia brunonis</i>	23	1.2	0.02	bleue

Avec un accroissement égal à l'accroissement potentiel durant toute la durée de son développement, soit une performance idéale, un *Dipterocarpus indicus* mettrait 300 ans à atteindre son dbhmax, *Vateria indica* mettrait moitié moins de temps (150 ans), *Knema attenuata* 340 ans et *Humboldtia brunonis* 130 ans (Figure 4-18). La croissance initiale particulièrement lente de *K. attenuata* pose la question de la sous-estimation de la croissance des juvéniles lors de l'ajustement de la croissance potentielle de cette espèce.

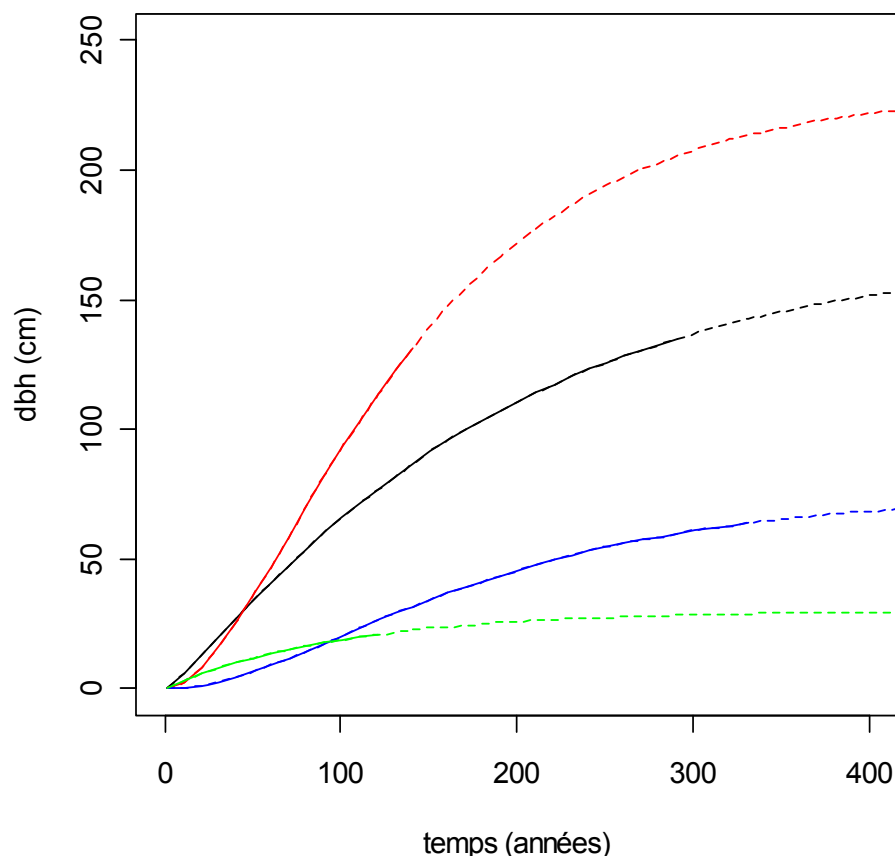


Figure 4-18. Prédiction du dbh en fonction de l'âge à partir du meilleur ajustement de la croissance potentielle avec l'équation de Chapman-Richards pour *Dipterocarpus indicus* (en noir), *Vateria indica* (en rouge), *Knema attenuata* (en bleu) et *Humboldtia brunonis* (en vert). Les courbes sont en trait plein jusqu'au diamètre maximum observé sur le dispositif puis en tirets.

4.3.3. Prise en compte de la compétition pour la lumière

Nous utilisons ici l'indice de statut social proposé par Dawkins (*crown position index*, noté CP par la suite).

Le CP est fortement corrélé à la taille de l'arbre focal pour les trois espèces considérées (Figure 4-19). La variabilité maximale du diamètre est observée dans une classe de CP différente pour chacune des trois espèces. La variabilité minimale du diamètre est observée pour la classe 1 pour les trois espèces.

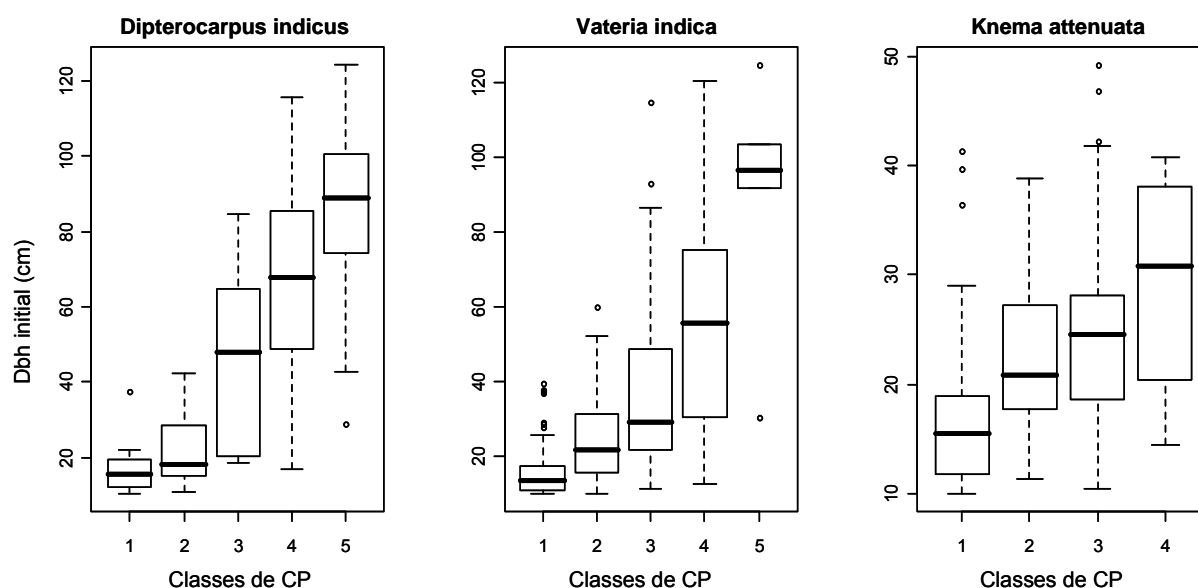


Figure 4-19. Distribution des dbh mesurés par classe de CP pour *Dipterocarpus indicus*, *Vateria indica* et *Knema attenuata*.

La première classe de CP est prise comme référence dans la régression entre les résidus de l'ajustement de la croissance potentielle par une fonction de Chapman-Richards et le CP. Les paramètres associés aux autres classes (Tableau 4-12) expriment l'écart entre la classe considérée et la classe 1.

Tableau 4-12. Estimation des effets sur l'accroissement liés à la variable qualitative CP et p-value.

espèce	CP=1		CP=2		CP=3		CP=4		CP=5		R ² ajusté
<i>D. indicus</i>	0,67	<0,001	-0,14	0,06	-0,23	0,03	-0,37	<0,001	-0,54	<0,001	0,49
<i>V. indica</i>	0,83	<0,001	-0,044	0,15	-0,10	0,002	-0,21	<0,001	-0,29	0,001	0,13
<i>K. attenuata</i>	0,23	<0,001	-0,071	0,003	-0,047	0,06	-0,16	0,001			0,14

Pour *D. indicus* et *V. indica*, les valeurs négatives décroissantes lorsque la classe de CP croit de 2 à 5 indiquent un effet positif de la classe de CP sur la croissance : plus le CP est élevé, plus la croissance est forte (Figure 4-20). L'effet de la classe 2 n'est pas significativement différent de celui de la classe 1 ($P > 0,05$; cf. Tableau 4-12), mais les effets des classes suivantes sont significatifs ($P < 0,05$; cf. Tableau 4-12). La Figure 4-20 montre deux patrons différents d'influence du CP pour ces deux espèces ; le CP étant beaucoup plus explicatif des variations d'accroissement pour *D. indicus* que pour *V. indica* (ce qui apparaît aussi dans les valeurs de R² ajustés du Tableau 4-12).

Pour *K. attenuata*, les effets des classes 2 et 4 sont significatifs mais l'effet de la classe 3 n'est pas significativement différent de celui de la classe 1 (Tableau 4-12). Les courbes correspondant aux classes 2 et 3 se retrouvent donc inversées par rapport à l'effet positif attendu de la lumière sur la croissance (Figure 4-20).

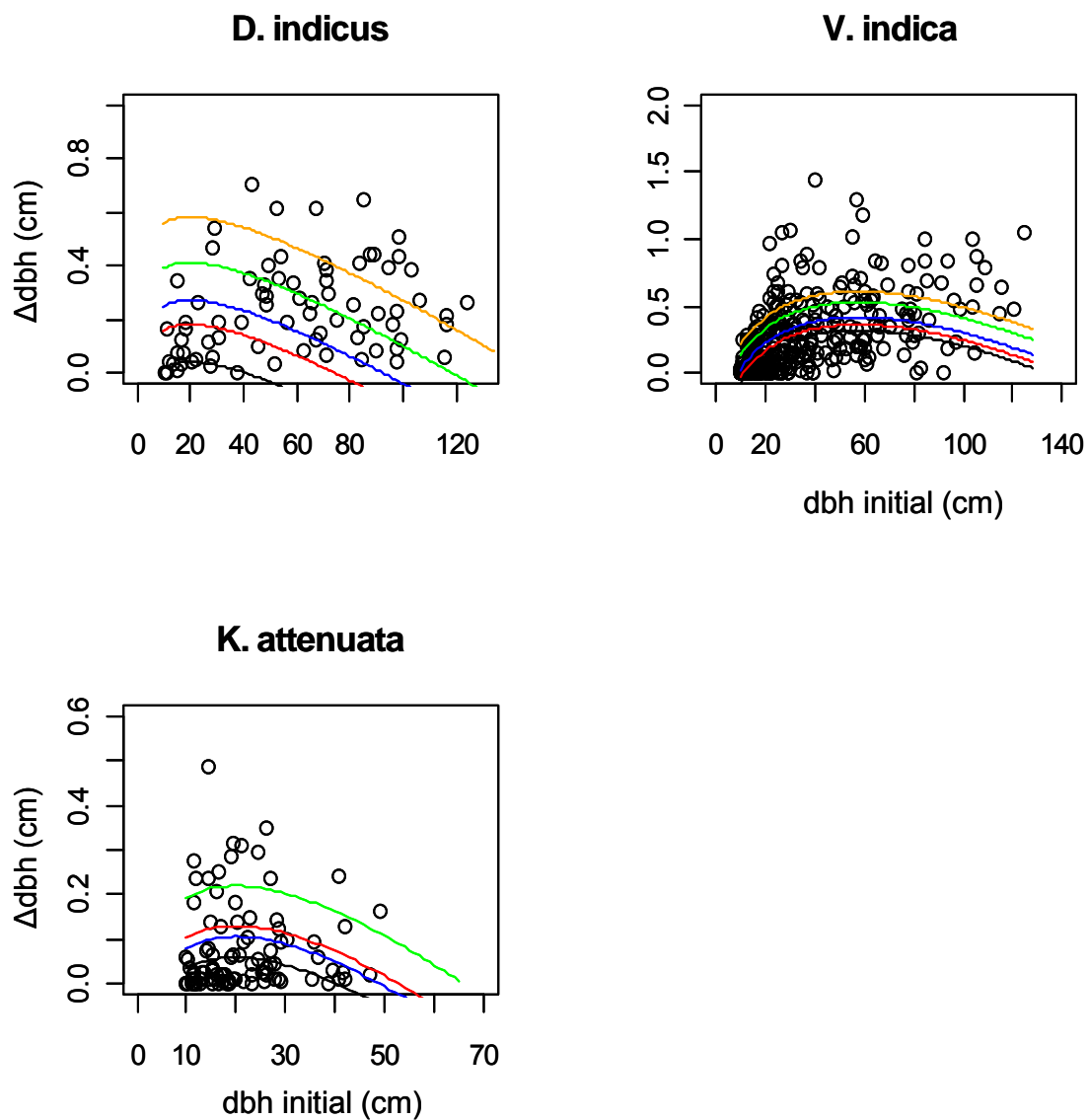


Figure 4-20. Projection des prédictions de l'accroissement en fonction du dbh initial pour CP=1 (en noir), CP=2 (en rouge), CP=3 (en bleu), CP=4 en (en vert) et CP=5 (en orange).

4.4. Discussion

La croissance moyenne d'une espèce ne reflète pas forcément son potentiel. Alors que la croissance potentielle de *V. indica* est nettement supérieure à celle des autres espèces, sa croissance moyenne est relativement proche de celle de *D. indicus*. Cependant, les résultats auraient sans doute été différents avec les mesures prises dans les premières années de suivi car la croissance moyenne de *V. indica* a fortement diminué au cours de la période de suivi (cf. chapitre 2) alors que celle de *D. indicus* est demeurée relativement stable. *V. indica* avait donc sans doute une croissance moyenne plus élevée dans les premières années du suivi, ce qui n'était pas forcément le cas de *D. indicus*. Les deux Dipterocarpaceae ont une croissance supérieure à *K. attenuata* qui a, elle-même, une croissance supérieure à *H. brunonis* ; que l'on considère la croissance moyenne ou la croissance potentielle.

Plus la strate occupée dans la structure forestière est élevée, plus la croissance est rapide. L'espèce de sous-bois (*H. brunonis*) est celle qui présente la croissance la plus faible. On notera cependant que certains individus de petit diamètre (dbh < 10 cm) présentent des accroissements très élevés. L'espèce de sous-canopée (*K. attenuata*) présente une croissance intermédiaire. Cependant, l'espèce émergente (*D. indicus*) présente une croissance moyenne équivalente à celle de l'espèce de canopée (*V. indica*). On verra que les deux espèces sont capables d'atteindre la même taille (cf. chapitre 5). Par contre, *V. indica* présente une croissance potentielle nettement plus élevée que *D. indicus* ; ce qui explique sans doute en partie son succès dans le peuplement (en termes d'effectifs et de surface terrière).

L'ajout de jeunes individus (dbh < 10 cm) dans les ajustements occasionne des résultats très différents de ce qui avait été obtenu lors des précédentes études (Moravie 1999, Moravie et al. 1999, Robert 2001). Il apparaît indispensable de prendre en compte ces individus pour ajuster une courbe de croissance réaliste sur l'ensemble des stades de développement des arbres ; les résultats obtenus sur des échantillons ne comprenant que des arbres de dbh > 10 cm ne sont pas extrapolables pour les diamètres inférieurs ; un suivi de croissance d'un sous-échantillon d'arbres de dbh < 10 cm est donc recommandé.

Les modèles de Gompertz et logistique apparaissent peu adaptés pour ajuster une courbe de croissance sur des données prenant en compte les individus de petit diamètre, car il est apparu que la croissance potentielle de ces derniers est forte. Le modèle de Chapman-Richards est plus adapté mais l'asymptote est parfois difficile à déterminer (notamment pour *V. indica*), ce qui remet en question l'utilisation d'un modèle avec asymptote pour décrire la croissance. L'équation de type puissance pourrait permettre de remédier à ce problème puisqu'elle présente l'avantage d'être sans asymptote mais les ajustements obtenus avec cette équation ne sont pas totalement satisfaisant.

Les trois espèces pour lesquelles l'effet du CP sur la croissance a été analysé répondent toutes de manière significative par une augmentation de la croissance à l'augmentation du CP. Cependant, il est nécessaire de noter qu'une classe de CP plus élevée ne correspond pas strictement dans tous les cas à une plus grande quantité de lumière reçue, ce qui peut expliquer certaines variations dans les effets. Les différences entre les espèces telles qu'observées à la Figure 4-20 sont néanmoins remarquables. En particulier, on voit bien pour *D. indicus* que la variabilité de l'accroissement dans les classes de diamètre est très structurée en fonction des classes de CP, et ce quel que soit le diamètre initial ; ce qui est moins net pour *V. indica*. Plus particulièrement, *D. indicus* a besoin d'un accès suffisant à la lumière pour exprimer son potentiel de croissance, alors que *V. indica* apparaît moins dépendant.

5. Relations allométriques entre les différentes parties des arbres : une approche comparative entre *Dipterocarpus indicus*, *Vateria indica*, *Knema attenuata* et *Humboldtia brunonis*, et selon les situations de pente

5.1. Introduction

5.1.1. Intérêts de la caractérisation des relations entre les différentes dimensions d'un organisme

De nombreuses études s'attachent à caractériser les relations spécifiques qui peuvent exister entre les différentes dimensions d'un organisme vivant. C'est notamment le cas en foresterie, où la morphologie et l'architecture des arbres a été largement étudiée, en particulier dans l'objectif pratique de déduire des grandeurs difficiles à mesurer sur le terrain (hauteur totale, volume de bois), en fonction de grandeurs plus faciles d'accès, typiquement le diamètre « à hauteur de poitrine » (dbh). Les relations allométriques – relations entre les dimensions et la forme d'un arbre – classiquement utilisées en foresterie concernent le diamètre du tronc, la hauteur totale, le volume du tronc, la biomasse de l'arbre, les dimensions de son houppier (diamètre, profondeur, surface, volume)... Ces relations ont été testées sur un grand nombre d'espèces, à la fois dans le but de décrire les relations intra-spécifiques existantes et de déterminer les variations interspécifiques (Rich et al. 1986, Kohyama 1987, King 1990, Kohyama and Hotta 1990, Claussen and Maycock 1995, O'Brien et al. 1995, Aiba and Kohyama 1996, King 1996, Thomas 1996a, Aiba and Kohyama 1997, Sterck and Bongers 1998, Bullock 2000, Sposito and Santos 2001, Sterck et al. 2001, Alves and Santos 2002, Kohyama et al. 2003, Osunkoya et al. 2007, Abe and Yamada 2008).

L'utilisation courante de relations allométriques pour décrire le comportement de croissance d'une espèce fait référence à la « loi allométrique » de Huxley (1932 cité par Coomes et Grubb 1998) basée sur l'observation selon laquelle la relation entre deux dimensions d'une plante (par exemple le diamètre de son tronc et sa hauteur totale) est indépendante des ressources accessibles à cette plante. Cette hypothèse a depuis été contredite par l'observation de fortes différences morphologiques entre des arbres de la même espèce ayant grandi dans des conditions différentes, par exemple en forêt fermée et en plein champ (Coleman et al. 1994) ; mais les relations allométriques restent un sujet d'étude puisqu'elles permettent indirectement de caractériser le tempérament des espèces grâce à l'interprétation de leur réponse morphologique aux conditions environnementales.

En forêt tropicale humide, le succès écologique des arbres dépend largement de leur capacité à capter et utiliser la lumière (Horn 1971). Or, la quantité de lumière interceptée par un arbre est liée à la taille, la forme et la position de son houppier (King 1996). Les relations entre les différentes dimensions d'un arbre, qui définissent sa morphologie, affectent son interception de la lumière, sa croissance, sa stabilité mécanique (Tomlinson 1987, Kohyama and Hotta 1990, King 1996, Coomes and Grubb 1998). Elles sont donc d'une grande importance écologique, notamment en termes d'avantage compétitif, de l'individu comme de l'espèce, mais aussi de dynamique « émergente » de l'ensemble du peuplement (Hammond and Niklas 2009).

Les relations allométriques sont une propriété fondamentale des organismes vivants, qui influence fortement leur croissance et leur métabolisme (Schmidt-Nielsen 1984 cité par King 2005, Niklas 1994 cité par King 2005, Niklas and Enquist 2001). Des réflexions théoriques

postulent un lien étroit entre allométries, métabolisme, accès aux ressources et chances de survie (West et al. 1999, Brown et al. 2004).

D'autre part, les patrons d'allocation de la croissance vont jouer un rôle primordial dans le succès d'un individu (Weiner 2004) et dans ses chances de survie. Le partitionnement des ressources peut se faire selon différentes stratégies, cependant, les règles d'allocation du carbone aux différentes parties de l'arbre sont encore peu comprises. Or, la morphologie d'un arbre, telle qu'observable à un instant donné, est le résultat de l'intégration sur toute la durée de vie écoulée des compromis que représente l'allocation de l'énergie produite aux différentes structures et aux diverses fonctions (par exemple la croissance vs. la reproduction). D'après King (1990), l'étude des relations allométriques permet de suivre d'un point de vue dynamique la morphologie des espèces, telle qu'elle évolue au cours de l'ontogénie. De plus, elle permet de mettre en évidence les différentes trajectoires permettant de passer du stade de plantule au stade adulte.

Les contraintes allométriques influencent la croissance, en affectant le coût en carbone de la croissance en hauteur et de l'expansion de la couronne, la probabilité de chute, le transport vertical de l'eau et de la sève, donc la photosynthèse, et le coût de la respiration de la plante entière. Brown et al. (2004) postulent un lien théorique entre allométrie et métabolisme à partir du bilan entre ressources capturées et transportées et du coût métabolique.

Dans une perspective biomécanique, les relations allométriques sont utilisées pour déterminer les contraintes physiques régissant la croissance des arbres et le comportement des différentes espèces vis-à-vis de ces contraintes. De nombreuses études ont été menées à partir de la théorie développée par McMahon (1973) pour tester l'existence d'un facteur de sécurité pour la stabilité mécanique (King 1986, Niklas 1999, Sposito and Santos 2001). Les contraintes biomécaniques, hydrauliques ainsi que la recherche d'une occupation optimale de l'espace sont invoquées comme bases de la théorie « allométrique » de West et al. (1999), devenue « métabolique » chez Brown et al. (2004).

Les relations allométriques spécifiques peuvent également être utilisées afin de caractériser les peuplements forestiers (Richards 1952). D'après King (1996), elles ont un effet sur la structure et le fonctionnement de la forêt, idée ancienne qui trouve un renouveau d'intérêt, sur le plan théorique tout au moins (Enquist 2002, Hammond and Niklas 2009, West et al. 2009). D'après Shugart et al. (1981 cité par O'Brien et al. 1995), il est donc nécessaire de comprendre les relations allométriques entre le diamètre du tronc, la hauteur et la surface du houppier d'un individu, ainsi que leur évolution au cours de l'ontogénie, pour chacune des espèces. Ceci afin de comprendre la structure et la dynamique des peuplements forestiers ainsi que les interactions de compétitions entre les différentes espèces. Ces relations peuvent permettre de comparer l'écologie de différentes espèces, leur rôle dans le peuplement et leurs interactions. Par exemple, l'estimation de la hauteur potentielle maximum à partir de l'allométrie hauteur-diamètre est utilisée par Davies et al. (1998) pour déterminer la distribution verticale des différentes espèces d'un peuplement. Les variations allométriques influencent la croissance et la survie des espèces et peuvent jouer un rôle dans leur coexistence (Kohyama 1993, Yamada et al. 2005).

Les allométries sont aussi utilisées pour l'estimation des stocks de carbone en forêt tropicale, par l'intermédiaire de l'estimation de la biomasse des individus (Kira 1978, Brown et al. 1989, Chave et al. 2005) et la prédiction de l'évolution de ces stocks. Cependant, Gilmore (2001) a mis en évidence le fait que les équations allométriques doivent être validées localement par des mesures et qu'elles ne sont pas extrapolables à d'autres aires géographiques pour une espèce donnée ; ce qui rend difficile l'utilisation de ces relations pour des prédictions à grande échelle.

D'autre part, les allométries sont très utilisées pour la modélisation des peuplements forestiers. Les modèles de croissance des plantes et de dynamique forestière sont généralement basés sur des relations allométriques (Kohyama 1991, Deutschman et al. 1999, Moravie 1999, Robert 2001, Purves and Pacala 2008, Vincent and Harja 2008).

Ces modèles peuvent être utilisés pour comprendre et prédire la dynamique forestière en fonction des différences spécifiques en termes de tolérance à l'ombre, de croissance et d'établissement (Shugart 1984 cité par King 2005). Ils supposent de ce fait un rôle central des allométries dans la croissance, or, les relations entre ces deux paramètres ont été peu étudiées (King 2005). Aussi, progresser dans l'évaluation des postulats ou hypothèses utilisées par les modèles demande un plus grand nombre d'études empiriques.

5.1.2. Les relations entre allométries et autres caractéristiques écologiques des espèces

Certaines études tentent de mettre en évidence le lien entre la morphologie des arbres et d'autres paramètres de leur écologie (Easdale et al. 2007), tels que le tempérament vis-à-vis de la lumière (Davies et al. 1998, Poorter and Werger 1999, Barker et al. 2006), les préférences pour un micro-habitat (Yamada et al. 2000), l'histoire de vie (Horn 1971, Givnish 1984, Kohyama 1987, King 1990, Claussen and Maycock 1995, King 1996, Yamada et al. 2005), la hauteur maximum potentielle (Kohyama et al. 2003), la croissance (O'Brien et al. 1995, Aiba and Kohyama 1996, Coomes and Grubb 1998, Sterck et al. 2001, King 2005), la mortalité et le recrutement (Alvarez-Buylla and Martinez-Ramos 1992, Aiba and Kohyama 1996, 1997, Sterck et al. 2001) ou la reproduction (Thomas 1996b).

Pour Thomas (1996a), trois paramètres importants de la stratégie de croissance des arbres sont liés à leur hauteur maximum potentielle : le taux de croissance moyen, la densité du bois et la pente initiale de l'allométrie hauteur-diamètre.

Beaucoup d'études abordant les relations entre les variations allométriques et d'autres paramètres écologiques concernent les seuls stades juvéniles ; peu s'intéressent à toute la gamme de tailles couverte par les arbres d'une même espèce.

Les tentatives de mise en évidence des « spécialisations allométriques » s'inscrivent dans la recherche de caractérisation de stratégies de croissance, souvent basées sur l'existence d'un compromis entre la croissance latérale du houppier (qui permet d'augmenter l'interception de la lumière pour une hauteur donnée) et la croissance en hauteur (qui permet généralement d'augmenter la densité du flux de rayonnement sur la surface de la couronne) (Kohyama 1987).

Plusieurs études sur la comparaison d'arbres adultes de sous-bois et de formes juvéniles des espèces de canopée (King 1990, 1996) ont montré que les arbres de sous-bois investissent préférentiellement dans l'augmentation de la surface foliaire et le positionnement des feuilles minimisant l'auto-ombrage ('branching growth habit', Yamada et al. 2005) ; alors que les arbres de canopée, au stade juvénile, investissent dans la croissance en hauteur ('monoaxial growth habit', Yamada et al. 2005). King (1990) a montré que les arbres de sous-bois ont une couronne plus large que les jeunes arbres de canopée à une hauteur égale et a interprété cette différence comme une adaptation pour augmenter l'interception de la lumière à de faibles hauteurs grâce à une augmentation de la surface assimilatrice. La morphologie des arbres de sous-bois favorise la survie et la production de biomasse dans des conditions de faible éclaircissement alors que la morphologie des espèces de canopée (tronc fin, houppier petit et léger...) leur permet de gagner rapidement les niveaux d'éclaircissement supérieurs de la canopée où elles peuvent s'établir, ce qui correspond à deux types de stratégies différentes : un fonctionnement statique des arbres de sous-bois et un fonctionnement plus dynamique des arbres de canopée. L'étude de Kohyama et al. (2003) des relations allométriques sur 27

espèces de forêt tropicale à Bornéo montre que les espèces de sous-bois ont une hauteur moins élevée pour un diamètre donné et un houppier plus profond pour une hauteur donnée que les espèces de canopée. Aiba et Kohyama (1996) observent que pour un diamètre donné, un individu est d'autant plus haut que la taille maximale atteinte par son espèce est élevée. Des études montrent que les espèces ayant une hauteur maximale peu élevée investirait plus dans la croissance latérale du houppier (King 1990). Aiba et Kohyama (1996) interprètent les différences allométriques observées comme le reflet d'un compromis entre la croissance en hauteur et l'extension latérale de la couronne suivant la taille maximale atteinte par l'espèce considérée. Alves et Santos (2002) observent une plus grande variabilité des formes de couronne pour les espèces émergentes et de canopée que pour les espèces de sous-canopée, variabilité qu'ils interprètent comme une plus grande flexibilité de l'allocation de l'énergie à la croissance en diamètre, hauteur ou couronne chez les espèces les plus grandes.

Au cours de leur croissance, les arbres des peuplements forestiers naturels traversent des conditions lumineuses très variables (Kohyama et al. 2003), particulièrement les espèces émergentes et de canopée. L'évolution de ces conditions comporte une partie prévisible (gradient de lumière du sous-bois à la canopée) et des événements aléatoires (chablis), pouvant créer des opportunités nouvelles d'accès à la lumière.

Pour Givnish (1984), une faible branchaison au stade juvénile est caractéristique des espèces héliophiles à croissance rapide ; ce qui correspond pour Kohyama (1987) à une stratégie favorisée par la formation rapide de trouées. Au contraire, les espèces ayant des branches très développées dès le stade juvénile sont favorisées en l'absence de trouées.

Les relations allométriques spécifiques semblent fortement dépendantes de la stature adulte des individus de l'espèce étudiée et de leur tempérament vis-à-vis de la lumière. Dans une étude réalisée sur trois espèces en forêt guyanaise, Sterck et Bongers (1998) concluent que les différences allométriques interspécifiques observées sont liées à la stature adulte de l'espèce et non à son comportement par rapport à la lumière. Cependant, des espèces ayant la même position dans la canopée peuvent présenter des relations allométriques moyennes différentes, ainsi que des variations des taux de mortalité, de croissance, de recrutement et de longévité, liées à la taille (Aiba and Kohyama 1996, King 1996, Aiba and Kohyama 1997), à la tolérance à l'ombre (Claussen and Maycock 1995), à la densité du bois (Lawton 1984), à la compétition inter-couronnes (Holbrook and Putz 1989, Sorrensen-Cothorn et al. 1993) ou à des interactions de ces paramètres.

Pour King (1996), les différences allométriques entre espèces sont liées à leur taille adulte, à leur niche de régénération et à leur longévité. Les arbres adultes des espèces de sous-bois ont des houppiers plus larges que les juvéniles des espèces de canopée à la même hauteur. Les espèces pionnières ont des houppiers plus larges que les espèces tolérantes à l'ombre.

D'après les résultats de l'étude de Poorter et Werger (1999), les variations interspécifiques ne peuvent être reliées à des différences de tempérament vis-à-vis de la lumière. Par contre, les auteurs notent que les différences sont liées à l'environnement dans lequel a grandi la plante. Les individus d'une même espèce peuvent donc emprunter des trajectoires de développement différentes suivant l'environnement dans lequel ils se trouvent.

Les différentes stratégies de croissance et d'allométrie rencontrées parmi les espèces de forêt tropicale suggèrent que les patrons d'allométries ne peuvent pas être expliqués seulement par les différences en termes de tolérance à l'ombre et le statut modal de l'arbre adulte.

Dans une perspective plus générale, la théorie allométrique (« metabolic ecology theory ») dite « West-Brown-Enquist » ou WBE fait l'hypothèse de relations allométriques bien définies a priori entre le diamètre du tronc d'un arbre, sa hauteur, sa biomasse, sa croissance et sa mortalité (West et al. 1997, Enquist et al. 1999, West et al. 1999, Brown et al. 2004). En

particulier, elle suppose que la hauteur d'un arbre est proportionnelle au diamètre de son tronc à la puissance $2/3$.

Cette théorie ne prétend pas modéliser les effets des variations entre espèces et de l'environnement local sur ces allométries, tels que soulignés par d'autres études (Muller-Landau et al. 2006), effets qu'elle ne nie pas, mais s'intéresse à des invariants qui seraient suffisamment robustes pour fournir un modèle générique « d'ordre zéro » (West et al. 2009).

Or, Muller-Landau et al. (2006) contredisent sur des exemples tropicaux l'existence d'une relation universelle entre la croissance ou la mortalité et la taille des arbres, et proposent un modèle plus en accord avec leurs données (mais en même temps moins général), qui explicite la relation locale entre stature de l'arbre et lumière disponible. Cette étude souligne l'importance de considérer les variations interspécifiques et intra-spécifiques dans les modèles démographiques car les allométries concernant les dimensions des arbres reflètent une réponse plastique à la disponibilité des ressources. D'après Muller-Landau et al. (2006), un changement dans la relation entre la lumière disponible et la hauteur est attendu lorsque l'arbre dépasse la strate du sous-bois pour atteindre la canopée et l'existence d'une asymptote sur la hauteur confirmerait l'importance de la prise en compte de la disponibilité des ressources au travers d'une relation spécifique, devant être paramétrée localement.

D'autre part, les auteurs de cette étude soulignent qu'un modèle incluant les changements ontogéniques devrait être encore plus pertinent (Kooijman 2000 cité par Muller-Landau et al. 2006). En effet, pour la relation croissance-taille, on s'attend à une variation ontogénique liée aux changements du patron d'allocation des ressources : plus la taille de l'arbre augmente, plus les parts relatives allouées au maintien des structures existantes et à la reproduction seront prépondérantes.

5.1.3. Les précédents résultats obtenus sur les données d'Uppangala

Les groupes d'espèces utilisés couramment à Uppangala correspondent aux ensembles structuraux définis par Pascal (1984) : émergents, espèces de canopée, de sous-canopée et de sous-bois. Les quatre espèces les plus étudiées à Uppangala, qui appartiennent chacune à une strate différente, sont : *Dipterocarpus indicus* (émergent), *Vateria indica* (canopée), *Myristica dactyloides* (sous-canopée), *Humboldtia brunonis* (sous-bois).

Cusset (1980 cité par Pélissier 1995) fait l'hypothèse de l'existence d'un point de libération dans la trajectoire de croissance des arbres. Ce point correspond à la transition entre une phase de développement en concurrence pendant laquelle le diamètre croît peu par rapport à la hauteur et une phase de libre développement après le passage des arbres au-dessus d'une strate qu'ils vont surcimer, échappant ainsi à une trop forte concurrence interindividuelle. D'après les régressions hauteur-diamètre réalisées sur ces quatre espèces principales et l'estimation de la hauteur du point de libération pour chacune, les niveaux d'installation de ces quatre espèces correspondent assez bien aux quatre ensembles structuraux (Pélissier 1995).

Des différences morphologiques ont été mises en évidence entre les arbres des différents ensembles structuraux. A diamètre égal, les arbres des strates supérieures ont un rayon moyen de houppier inférieur et une hauteur plus élevée que ceux des strates inférieures (Robert 2001).

D'après Robert (2001), il y a une différence significative entre les relations allométriques 'hauteur-diamètre du tronc' comme 'diamètre du tronc-rayon moyen de la couronne' des arbres situés sur pente faible ($< 20^\circ$) et de ceux sur pente forte ($> 30^\circ$). Pour un diamètre donné, le rayon moyen de la couronne est plus élevé et la hauteur totale est moins élevée sur pente forte que sur pente faible, tous groupes d'espèces confondus. Cette différence s'accroît avec l'augmentation du diamètre du tronc. Robert (2001) observe aussi une asymétrie moyenne des couronnes plus élevée sur fortes pentes qu'en pente faible. Il y a donc

des différences morphologiques entre les arbres situés sur des fortes pentes et les arbres sur pente faible. Cela traduirait d'après Robert (2001) une allocation différentielle des ressources, qui serait due à un meilleur accès à la lumière sur les fortes pentes. Ces différences morphologiques peuvent aussi refléter l'adaptation aux contraintes mécaniques sur forte pente et la recherche de stabilité.

Pélissier (1995) avait observé que l'arbre moyen des peuplements en situation de replat était plus haut et de plus fort diamètre que l'arbre moyen des peuplements sur les plateaux perturbés (qui correspondent aux plateaux 'pentes fortes' de Robert, 2001) et expliquait le redressement de la courbe hauteur-diamètre dans les situations de replat, soit par une composition spécifique différente (au sens que la dominance d'espèces différentes implique des allométries différentes), soit par une différence d'intensité de la compétition interindividuelle.

Les suivis de croissance sur de jeunes individus (Durand 1999) révèlent des différences marquées entre espèces. La croissance en hauteur est favorisée chez *V. indica* qui investit plus dans la croissance du tronc, et met en place très peu de branches dans les stades juvéniles. *D. indicus* investit de manière égale dans la croissance du tronc et des branches. *K. attenuata* a un désynchronisme très marqué entre les différents axes : mise en place d'une unité de croissance tous les 4 ans par le tronc mais croissance des branches tous les ans. *H. brunonis* met en place des 'super-modules' et investit préférentiellement dans les 'axes de conquête'.

L'observation d'arbres adultes montre chez certaines espèces une modification de la localisation spatiale de la croissance au sein de l'individu et un changement des rythmes de croissance. Le passage au stade adulte s'accompagne chez *V. indica* d'un changement de l'allocation préférentielle de la croissance : alors que l'allongement du tronc et des branches les plus hautes était initialement prépondérant, la croissance se répartit ensuite de manière équivalente entre les cimes qui constituent la couronne. De plus, alors que la croissance des différents types d'axes était synchrone dans le jeune âge, elle devient asynchrone entre les différentes cimes. Chez *D. indicus*, la croissance a également tendance à s'homogénéiser sur l'ensemble de la couronne et elle reste synchrone à l'échelle de l'arbre. *K. attenuata* montre un asynchronisme de la croissance pour les stades les plus avancés. Tandis que *H. brunonis* présente un maintien de la localisation spatiale des rythmes de croissance.

Durand (1999) met également en évidence l'existence d'un stade de métamorphose dans le schéma de développement architectural de *V. indica* et *D. indicus*, cette phase étant absente chez *K. attenuata* et *H. brunonis*. La métamorphose architecturale correspond à un redressement des branches (plagiotropes dans les jeunes stades, les nouveaux axes deviennent orthotropes avec la métamorphose) et à une augmentation du degré de ramification (Hallé and Ng 1981, Edelin 1984).

5.1.4. Une question de méthode

Dans la plupart des études s'intéressant à l'architecture et à la morphologie des arbres, ce sont les allométries moyennes, toutes espèces confondues, qui sont considérées. La variabilité intra-spécifique n'est donc pas prise en compte.

Or, dans les milieux où la disponibilité des ressources est hétérogène, les arbres font preuve d'une certaine 'plasticité morphologique' (Bell and Galloway 2007). C'est notamment le cas vis-à-vis de la lumière, qui est considérée comme le principal facteur limitant la survie des espèces de forêts tropicales humides (Whitmore 1978, 1996, Poorter and Werger 1999, Baker et al. 2003) et de l'espace. A âge égal (ou stade de développement équivalent), les individus d'une même espèce peuvent présenter des différences morphologiques (hauteur totale, diamètre du tronc, dimensions, forme et symétrie de la couronne), selon les conditions environnementales locales dans lesquelles ils se trouvent. Divers mécanismes tels que le phototropisme de l'arbre entier (Loehle 1986), le syndrome de 'shade-avoidance' (Smith

1982, Gilbert et al. 2001), ou le développement asymétrique de la couronne (Brisson 2001, Muth and Bazzaz 2002, 2003) peuvent même induire une réponse morphologique d'un individu à l'anisotropie de la ressource lumineuse et de l'espace disponible. De plus, la plasticité morphologique de l'architecture de la couronne joue un rôle important dans la croissance en hauteur (Takahashi and Rustandi 2006). Takahashi *et al.* (2001) mettent en évidence un effet de l'architecture de la couronne sur la réponse par la croissance en hauteur à l'ouverture de la canopée : les espèces ayant une couronne large et peu profonde (« highly branched type ») allouent plus de biomasse à la croissance en hauteur du tronc principal alors que les espèces ayant une couronne étroite et profonde (« sparsely branched type ») augmentent l'allocation aux feuilles.

L'architecture d'un arbre et les relations allométriques sont donc affectées par les différents facteurs environnementaux. Ainsi, chez *Accacia karpoo*, les individus d'une même espèce peuvent présenter une architecture correspondant à une stratégie de maximisation de la croissance en hauteur ou au contraire une architecture correspondant à une extension latérale privilégiée suivant leur environnement de croissance (Archibald and Bond 2003).

La plasticité de l'allocation des ressources peut être interprétée comme un changement de trajectoire allométrique en réponse à un environnement donné (Weiner 2004). Selon l'espèce considérée, la relation allométrique considérée et le facteur environnemental pris en compte, la trajectoire allométrique d'un individu peut être plus ou moins flexible.

La relation moyenne s'avère donc parfois insuffisante pour expliquer la variabilité observée, le comportement moyen n'étant pas forcément représentatif des possibilités individuelles pour une espèce donnée. Certains auteurs ont alors recours à l'estimation de courbes enveloppes qui permettent de caractériser la gamme de variation des trajectoires allométriques pour une espèce donnée dans un macro-environnement donné.

Par exemple, Ishii et al. (2000) définissent une courbe enveloppe supérieure à partir des maximums observés par classe de la variable explicative. D'autres auteurs (Clark 2007, Vieilledent 2009, Vieilledent et al. Under review) utilisent des méthodes bayésiennes pour intégrer les incertitudes relatives aux observations de terrain et déterminer la distribution statistique des relations par espèce.

Le modèle tridimensionnel de la dynamique forestière STRETCH (Shape Transformation Response of Trees in Crowded Habitats), développé sur la plateforme de modélisation CAPSIS⁴ (Computer-aided projection of strategies in sylviculture, de Coligny 2007) à partir du modèle SEXI-FS⁵ (Spatially Explicit Individual-based Forest Simulator, Vincent and Harja 2008) est un des rares modèles qui prennent en compte la variabilité intra-spécifique des allométries grâce à un module de déformation des houppiers des arbres en fonction de leur environnement lumineux et de l'encombrement des arbres voisins.

Cette dernière approche inspire la présente étude, qui vise à analyser les variations allométriques intra-spécifiques contrairement à de nombreuses études antérieures. Pour cela, nous allons utiliser la régression par quantile, pour estimer les enveloppes des relations allométriques et permettre une comparaison des espèces incluant la variabilité intra-spécifique.

⁴ <http://capsis.cirad.fr/>

⁵ téléchargeable sur <http://www.worldagroforestry.org/sea/Products/AFModels/SEXi>

5.1.5. Étude des stratégies de croissance et des trajectoires de développement

La stratégie écologique d'une espèce (Westoby 1998) est l'ensemble des adaptations spécifiques qui permettent le maintien de cette espèce dans une communauté.

Dans ce chapitre, nous tenterons de mettre en évidence les différentes stratégies de croissance des principales espèces d'Uppangala qui leur permettent d'accéder aux ressources, d'occuper l'espace et d'atteindre leur strate d'installation (sous-bois, canopée, émergent). Ces stratégies jouent un rôle dans la compétition pour l'occupation de l'espace et pour l'accès aux ressources, elles influencent donc le succès d'un individu, au sens de sa survie, et au-delà de l'individu, l'abondance relative, voire le maintien de l'espèce dans le peuplement. On peut donc leur supposer un rôle dans la coexistence des espèces en forêt.

Nous définirons comme stratégie de croissance l'allocation préférentielle des ressources à la croissance en diamètre ou en hauteur du tronc et/ou à l'extension latérale ou verticale du houppier. Pour une espèce donnée, cette stratégie peut évoluer au cours de l'ontogénie (Clark and Clark 1992, Dalling et al. 2001, Yamada et al. 2005) et en fonction des conditions locales (Bloor and Grubb 2004). Nous nommerons 'trajectoire de développement' d'une espèce la séquence des stratégies de croissance en fonction des stades de développement et la variabilité des ces stratégies ('plasticité') en réponse au changement de conditions environnementales locales pour un stade donné.

Cette étude est basée sur l'analyse des relations allométriques entre différentes dimensions de l'arbre (diamètre du tronc, hauteur totale, diamètre, profondeur et surface du houppier). La comparaison des ces allométries pour différentes espèces devant permettre de mettre en évidence des différences d'allocation préférentielle entre la croissance verticale et horizontale et donc de stratégie de croissance.

Nous chercherons donc à déterminer s'il existe des différences entre quatre espèces prépondérantes à Uppangala et appartenant à diverses strates du peuplement forestier : *Dipterocarpus indicus* (Dipterocarpaceae, espèce émergente), *Vateria indica* (Dipterocarpaceae, espèce de canopée), *Knema attenuata* (Myristicaceae, espèce de sous-canopée) et *Humboldtia brunonis* (Caesalpiniaceae, espèce de sous-bois). D'autre part, dans la perspective d'expliquer la coexistence des deux espèces de Dipterocarpaceae occupant des strates relativement proches, nous comparerons leur réponse à deux types d'environnement (pente du terrain inférieure à 20° et pente du terrain supérieure à 30°) à travers l'analyse des allométries.

5.2. Méthode

5.2.1. Données

5.2.1.1. Protocoles des mesures dendrométriques

Plusieurs campagnes de mesures dendrométriques ont été réalisées sur le dispositif permanent d'Uppangala entre 1990 et 2008. Lors de ces campagnes, la hauteur totale de l'arbre, la hauteur de la base du houppier et les rayons du houppier dans quatre directions perpendiculaires ont été mesurées.

Le protocole de mesure de la hauteur totale des arbres est décrit au chapitre 2 (cf. 2.2.3.1).

Les rayons du houppier mesurés correspondent à la distance entre le tronc et la bordure du houppier estimée par projection au sol. Ces distances ont été mesurées à l'aide d'un décamètre. Entre 1990 et 1994, les rayons ont été mesurés dans les quatre directions cardinales nord, sud, est et ouest. En 2007-2008, le plus grand diamètre du houppier et le diamètre perpendiculaire ont été choisis. L'azimut de chaque direction pour la mesure des rayons a alors été relevé.

La circonférence des arbres a été mesurée à 1,30 m (ou au dessus des contreforts), quasiment annuellement de 1990 à 2008 en utilisant des rubans dendrométriques à vernier (cf. chapitre 2). Le dbh est déduit de ces mesures.

5.2.1.2. Choix des espèces

Les mesures dendrométriques (hauteur totale et dimensions du houppier) ont été réalisées sur tous les arbres de plus de 10 cm de dbh du plateau H entre 1990 et 1993. Les 1105 individus mesurés sont répartis entre 70 espèces, il y a donc un nombre insuffisant d'observations par espèce pour pouvoir ajuster les allométries sur toutes les espèces du plateau H.

Les mesures dendrométriques ont été complétées sur le reste du dispositif entre 1990 et 2008, mais seulement pour les espèces principales (*D. indicus*, *V. indica*, *M. dactyloides*, *K. attenuata* et *H. brunonis*). On ne conserve donc que ces espèces pour les ajustements des allométries.

D'autre part, les mesures effectuées entre 1990 et 2007 ne concernent que les individus de plus de 10 cm de dbh. En 2008, nous avons réalisé des mesures de hauteur sur des individus de 1 à 10 cm de dbh pour compléter l'échantillon disponible. Cependant, le dispositif compte très peu de juvéniles de *Myristica dactyloides* et il n'y a pas eu de mesure d'individus de moins de 10 cm de dbh pour cette espèce. Cette espèce a donc été écartée des analyses suivantes.

5.2.1.3. Effet de la pente du terrain sur les allométries

Afin de comparer les trajectoires de développement des deux espèces de Dipterocarpaceae (*Vateria indica* et *Dipterocarpus indicus*), les allométries de dimensions de tronc et de houppier sont ajustées séparément sur pente forte et sur pente faible.

A partir des pentes mesurées sur le terrain, une classification en unités de pente homogène a été réalisée pour les plateaux H, R et S (Pélissier 1995, Robert 2001).

Etant donné le faible nombre de *D. indicus* sur ces plateaux, les individus des bandes A à E ont été ajoutés pour cette étude. L'ensemble du dispositif est décomposé en placettes de 10*10 m qui sont réparties en deux catégories d'unités homogènes (pente forte / pente faible)

d'après les cartes topographiques réalisées à partir des mesures de terrain (Figure 5-2). La catégorie pente forte correspond à des pentes supérieures à 30° et la catégorie pente faible à des pentes inférieures à 20° . Finalement, 444 carrés sont classés, ce qui représente une surface de 4,44 ha et 0,58 ha restent non classés (dont les ravins, ruisseaux, etc.)

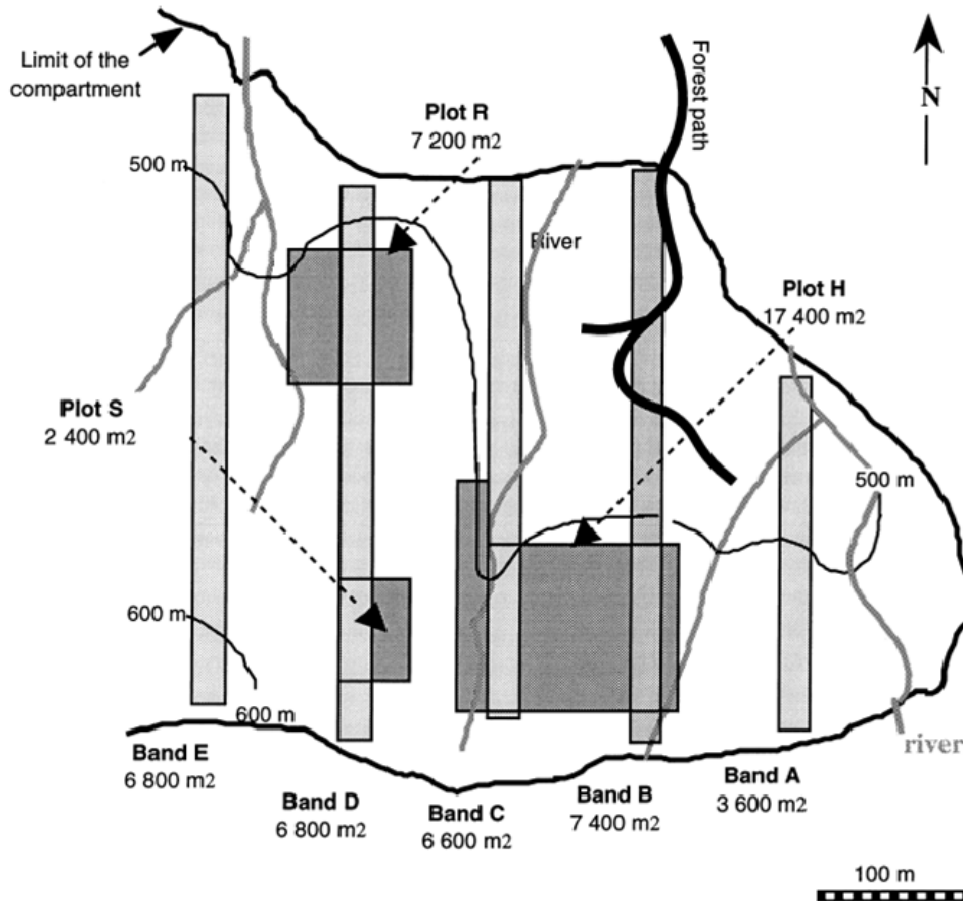


Figure 5-1. Carte schématique du dispositif d'étude du dispositif d'étude permanent d'Uppangala, reproduction de la Figure 2-7 (Moravie 1999).

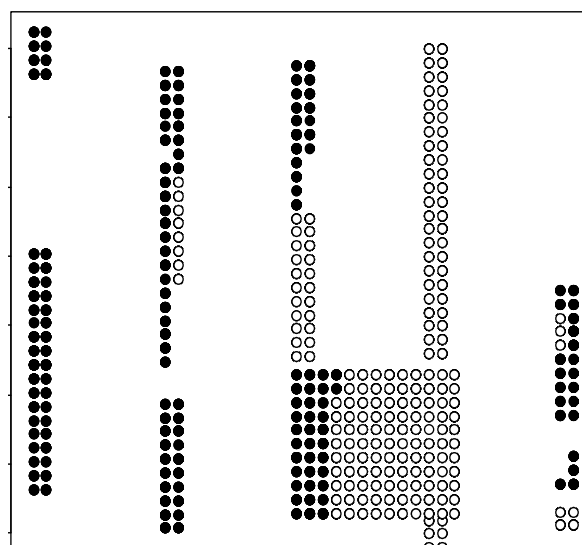


Figure 5-2. Classification des quadrats de 10×10 m en pente forte (supérieure à 30° , en noir) et pente faible (inférieure à 20° , en blanc). Une partie des quadrats n'a pas pu être classée dans une de ces deux catégories (reproduction de la Figure 2-9).

5.2.1.4. Données dendrométriques disponibles pour les quatre espèces principales et par type de pente pour les deux Dipterocarpaceae

Certains arbres de plus de 10 cm de dbh mesurés en 1990-1994 ont été remesurés lors des campagnes de 1997 (*V. indica* uniquement) et de 2007-2008 (*D. indicus*, *V. indica* et *K. attenuata*). Les répétitions de mesures seront considérées comme des observations indépendantes pour les ajustements de toutes les allométries.

5.2.1.4.1. Allométrie hauteur totale – dbh

Pour chaque mesure de hauteur disponible, le dbh de l'année correspondant à la mesure de hauteur est sélectionné. Les individus mentionnés comme cassés ou très penchés ne sont pas pris en compte pour les ajustements des allométries. Dans le cas où la circonférence a été mesurée à une hauteur différente de 1,30 m (contreforts, déformation du tronc...), une correction est apportée qui tient compte de la hauteur de mesure (sauf pour les placeaux H, R et S pour lesquels la hauteur de mesure n'a pas été relevée).

Au total, 2129 mesures réalisées entre 1990 et 2008 sur les quatre espèces étudiées sont utilisables pour les ajustements de l'allométrie hauteur totale – dbh (Tableau 5-1).

Tableau 5-1. Nombre d'individus mesurés par campagne de mesure et dont les mesures sont utilisables pour l'étude de l'allométrie hauteur totale – dbh.

espèce	1990-1994	1997	2007-2008	Juveniles ¹ 2008	total
<i>Dipterocarpus indicus</i>	114	0	66	45	225
<i>Vateria indica</i>	561	242	319	49	1171
<i>Knema attenuata</i>	120	0	93	34	247
<i>Humboldtia brunonis</i>	452	0	0	34	486

¹dbh compris entre 1 et 10 cm

D'autre part, 810 *D. indicus* et *V. indica* de plus de 10 cm de dbh mesurés en 1990-1994 et en 2007-2008 sont situés sur des unités dont la pente a pu être définie comme forte ou faible. A ces mesures sont ajoutées 293 observations réalisées en 1997 et 2008 sur des juvéniles de 1 à 10 cm de diamètre situés sur des unités dont la pente a pu être définie comme forte ou faible (Tableau 5-2).

Pour les juvéniles, les mesures de 1997 ont été effectuées à la base de la tige ; les hauteurs totales sont donc majorées de 1,30 m. Les mesures de 2008 ont été faites à 1,30 m.

Tableau 5-2. Nombre d'individus mesurés par type de pente et dont les mesures sont utilisables pour l'étude de l'allométrie hauteur totale – dbh.

Espèce	Sur pente forte (dont juvéniles)		Sur pente faible (dont juvéniles)	
<i>Dipterocarpus indicus</i>	76	(27)	168	(81)
<i>Vateria indica</i>	294	(17)	565	(168)

5.2.1.4.2. Allométrie diamètre du houppier – dbh

Pour chaque individu mesuré, le diamètre moyen du houppier est calculé comme le double de la moyenne arithmétique des quatre rayons mesurés. Le dbh de l'année correspondant à la mesure du houppier est sélectionné.

On dispose de mesures seulement pour les arbres de plus de 10 cm de dbh. Au total, 1264 mesures réalisées entre 1990 et 2008 sur les quatre espèces étudiées sont utilisables pour les ajustements de l'allométrie diamètre du houppier – dbh (Tableau 5-3).

Tableau 5-3. Nombre d'individus mesurés par campagne de mesure et dont les mesures sont utilisables pour l'étude de l'allométrie diamètre du houppier – dbh.

espèce	1990-1994	2007-2008	total
<i>Dipterocarpus indicus</i>	64	71	155
<i>Vateria indica</i>	343	313	670
<i>Knema attenuata</i>	106	92	208
<i>Humboldtia brunonis</i>	230	0	230

D'autre part, 719 mesures de *D. indicus* et *V. indica* de plus de 10 cm de dbh situés sur des unités dont la pente a pu être définie comme forte ou faible ont été réalisées en 1990-1994 et en 2007-2008 (Tableau 5-4).

Tableau 5-4. Nombre d'individus mesurés par type de pente et dont les mesures sont utilisables pour l'étude de l'allométrie diamètre du houppier – dbh.

Espèce	Sur pente forte	Sur pente faible
<i>Dipterocarpus indicus</i>	34	99
<i>Vateria indica</i>	209	377

5.2.1.4.3. Allométrie profondeur du houppier – hauteur totale

Pour chaque individu mesuré, la profondeur du houppier correspond à la différence entre la hauteur totale et la hauteur de la base du houppier. Le dbh de l'année correspondant à la mesure des hauteurs est sélectionné.

Au total, 1599 mesures réalisées entre 1990 et 2008 sur les quatre espèces étudiées sont utilisables pour les ajustements de l'allométrie profondeur du houppier – hauteur totale (Tableau 5-5).

Tableau 5-5. Nombre d'individus mesurés par campagne de mesure et dont les mesures sont utilisables pour l'étude de l'allométrie profondeur du houppier – hauteur totale.

espèce	1990-1994	2007-2008	juvéniles ¹ 2008	total
<i>Dipterocarpus indicus</i>	113	63	45	221
<i>Vateria indica</i>	431	312	49	792
<i>Knema attenuata</i>	114	92	33	239
<i>Humboldtia brunonis</i>	313	0	34	347

¹dbh compris entre 1 et 10 cm

D'autre part, 833 mesures de *D. indicus* et *V. indica* situés sur des unités dont la pente a pu être définie comme forte ou faible ont été réalisées en 1990-1994 et 2007-2008 (Tableau 5-6).

Tableau 5-6. Nombre d'individus mesurés par type de pente et dont les mesures sont utilisables pour l'étude de l'allométrie profondeur du houppier – hauteur totale.

Espèce	Sur pente forte	Sur pente faible
<i>Dipterocarpus indicus</i>	70	104
<i>Vateria indica</i>	248	411

5.2.1.4.4. Allométrie surface du houppier – dbh

Le houppier est considéré comme un demi-ellipsoïde (Vincent and Harja 2005). La surface du houppier est alors estimée à partir de la formule suivante :

soient P la profondeur du houppier, R le rayon moyen du houppier (= D / 2) et S la surface du houppier,

$$\text{si } P > R, \quad S = \Pi * R * (R + P * \text{Arc sin}(e) / e)$$

$$\text{avec } e = \frac{\sqrt{P^2 - R^2}}{P}$$

$$\text{si } R \leq P, \quad S = \Pi * R * (R + P * \text{Arc sinh}(R * e / P) / (R * e / P))$$

$$\text{avec } e = \frac{\sqrt{R^2 - P^2}}{R}$$

Pour estimer la surface du houppier, il est nécessaire de disposer à la fois des mesures de diamètre et de profondeur du houppier. On se limitera donc aux arbres de plus de 10 cm de dbh car le diamètre du houppier n'a pas été mesuré pour les arbres de dbh inférieur à 10 cm.

Au total, 1145 mesures réalisées entre 1990 et 2008 sur les quatre espèces étudiées sont utilisables pour les ajustements de l'allométrie surface du houppier – dbh (Tableau 5-7).

Tableau 5-7. Nombre d'individus mesurés par campagne de mesure et dont les mesures sont utilisables pour l'étude de l'allométrie surface du houppier – dbh.

espèce	1990-1994	2007-2008	total
<i>Dipterocarpus indicus</i>	63	60	123
<i>Vateria indica</i>	340	258	598
<i>Knema attenuata</i>	105	92	197
<i>Humboldtia brunonis</i>	227	0	227

D'autre part, 670 *D. indicus* et *V. indica* de plus de 10 cm de dbh, situés sur des unités dont la pente a pu être définie comme forte ou faible, ont été mesurés à la fois pour le diamètre et la profondeur du houppier en 1990-1994 et en 2007-2008 (Tableau 5-8).

Tableau 5-8. Nombre d'individus mesurés par type de pente et dont les mesures sont utilisables pour l'étude de l'allométrie surface du houppier – dbh.

Espèce	Sur pente forte	Sur pente faible
<i>Dipterocarpus indicus</i>	33	92
<i>Vateria indica</i>	196	349

5.2.2. Ajustement des allométries : enveloppes et médiane

5.2.2.1. Choix des équations pour les allométries

5.2.2.1.1. Allométrie hauteur totale – dbh

En foresterie, une fonction puissance est classiquement utilisée pour représenter l'allométrie entre la hauteur totale et le diamètre du tronc des arbres (Cusset 1980, Rich et al. 1986, King 1990, 1996, Alves and Santos 2002). Cependant, pour les arbres de canopée, une fonction de type Weibull proposée par Yang et al. (1978) semble plus adaptée (Huang et al. 1992, Temesgen and Gadow 2004, Yamada et al. 2005).

L'alternative technique entre les deux modèles est interprétable en termes biologiques. En effet, la fonction de type Weibull, qui comporte une asymptote, permet de prendre en compte le ralentissement de la croissance en hauteur à partir d'un certain diamètre du tronc (Thomas 1996a). Elle rejoint par ailleurs les conclusions de Muller-Landau et al. (2006) sur la nécessité de prendre en compte, pour les allométries, l'effet du passage du sous-bois à la canopée, et du ralentissement concomitant de la croissance en hauteur.

Soit H_t la hauteur totale de l'arbre et dbh son diamètre mesuré à 1,30 m.

Équation de type puissance : $H_t = a * dbh^b$

Cette équation est linéarisable sous la forme $\log(H_t) = \log(a) + b * \log(dbh)$

Équation de type Weibull (Yang et al. 1978) : $H_t = H_{\max} * (1 - \exp(a * dbh^b))$

où H_{\max} est l'asymptote de l'équation

5.2.2.1.2. Allométries diamètre du houppier – dbh , profondeur du houppier – hauteur totale et surface du houppier – dbh

Le houppier est décrit par deux dimensions : son diamètre moyen (projection au sol) et sa profondeur (hauteur totale – hauteur de la base du feuillage). Ces deux dimensions peuvent être reliées aux autres dimensions du tronc de l'arbre : le dbh pour le diamètre du houppier (Moravie 1999, Yamada et al. 2005) et la hauteur totale pour la profondeur du houppier (King 1996, Alves and Santos 2002).

Elles permettent également d'estimer la surface du houppier que l'on peut relier au dbh de l'arbre (O'Brien et al. 1995).

Pour chacune de ces relations allométriques, deux fonctions sont testées : une fonction linéaire simple et une fonction de type puissance linéarisée par transformation logarithmique.

Soit D le diamètre du houppier, P la profondeur du houppier et S la surface du houppier,

Équations linéaires : $D = a + b * dbh$

$P = a + b * H_t$

$S = a + b * dbh$

Équations de type puissance linéarisées : $\log(D) = \log(a) + b * \log(dbh)$

$\log(P) = \log(a) + b * \log(H_t)$

$\log(S) = \log(a) + b * \log(dbh)$

5.2.2.2. Ajustement des enveloppes par régression par quantile

5.2.2.2.1. Régression linéaire par quantile

La régression par quantile (Koenker and Bassett 1978, Buchinsky 1998), décrite au chapitre 4 est utilisée ici pour ajuster les allométries basées sur des équations linéaires. La même règle est appliquée pour les choix du quantile : les limites sont fixées à $q > 10/n$ pour l'enveloppe inférieure et $q < 1-10/n$ pour l'enveloppe supérieure (Scharf et al. 1998).

Les enveloppes supérieure et inférieure et la médiane sont ajustées sous R par régression par quantile grâce à la fonction $rq()$ du package `quantreg` développé par Koenker (voir Koenker 2005 pour plus de détails).

5.2.2.2.2. Régression non linéaire par quantile

La régression non linéaire par quantile (Koenker and Park 1994) décrite au chapitre 4 est utilisée pour l'ajustement de la fonction de type Weibull (non linéaire) pour l'allométrie hauteur totale – dbh.

Cependant, cette méthode n'est pas robuste si on essaye d'ajuster directement les trois paramètres (Hmax, a et b) sur les données observées. La valeur du paramètre Hmax est donc initialement fixée au maximum observé, pour l'espèce, sur l'ensemble du dispositif d'étude pour l'ajustement de la courbe enveloppe supérieure.

La présence de minimums locaux rend les résultats instables en fonction des paramètres de départ choisis pour l'ajustement, même avec le paramètre Hmax fixé. Une exploration de la déviance du modèle en fonction des paramètres de départ est donc réalisée pour déterminer les valeurs de a et b correspondant à la déviance minimum. L'équation est ajustée avec des valeurs de départ variant de -0,1 à -0.005 avec un pas de 0.005 pour le paramètre a et de 0.5 à 1.5 avec un pas de 0.05 pour le paramètre b. Pour chaque couple de paramètres a et b, la déviance initiale du modèle est calculée grâce à la fonction *nlrq()* du package *quantreg* de R. Les valeurs de a et b correspondant à la déviance minimum sont retenues et la courbe correspondant à ces valeurs est projetée sur les données observées et la qualité de l'ajustement est évaluée de manière visuelle.

Pour la courbe enveloppe inférieure, les valeurs des paramètres a et b sont fixées aux valeurs obtenues pour l'ajustement de l'enveloppe supérieure et seul le paramètre Hmax est estimé par régression non linéaire par quantile grâce à la fonction *nlrq()* du package *quantreg* de R.

La courbe médiane est déterminée avec la même méthode que pour l'enveloppe inférieure et avec un quantile égal à 0,5.

Pour contourner le problème d'instabilité de l'estimation des paramètres, on décrit donc le nuage de points en présupposant un système de courbes affines (enveloppe inférieure, médiane, et enveloppe supérieure) ayant toutes la même forme, définie pour une espèce donnée par les paramètres a et b, chacune étant caractérisée par une valeur de Hmax.

On peut alors estimer un « indice de plasticité » grâce au rapport $H_{\text{max}}_{\text{enveloppe supérieure}} / H_{\text{max}}_{\text{enveloppe inférieure}}$ qui exprime la largeur moyenne du nuage, et permet de caractériser l'amplitude de variation de l'allométrie hauteur totale – dbh pour une espèce donnée dans un macro-environnement donnée.

5.2.2.3. Ajustement de la moyenne par régression classique

Pour pouvoir comparer les résultats obtenus par régression par quantile avec ceux obtenus par une méthode plus classique, les équations allométriques linéaires et non linéaires sont également ajustées, respectivement grâce aux fonctions *lm()* et *nls()* du package *stats* de R.

5.3. Résultats

5.3.1. Ajustement des allométries et comparaison des quatre espèces principales

Pour l'ajustement de l'allométrie hauteur totale – dbh sur les données d'Uppangala pour *D. indicus*, *V. indica*, *K. attenuata* et *H. brunonis*, on teste les deux types d'équation (type Weibull et type puissance). On teste également les deux types d'équation (linéaire simple et puissance) pour l'ajustement des allométries diamètre du houppier – dbh, profondeur du houppier – hauteur totale et surface du houppier – dbh pour *D. indicus*, *V. indica*, *K. attenuata* et *H. brunonis*.

Pour les quatre allométries de type puissance, la forme linéaire obtenue par transformation logarithmique de l'équation est ajustée.

Dans tous les cas, les enveloppes ainsi que la courbe médiane sont ajustées par régression par quantile, tandis que la courbe moyenne est déterminée par la méthode des moindres carrés.

5.3.2. Hauteur totale – dbh

Les quantiles sont déterminés pour les ajustements des courbes enveloppes (Tableau 5-9).

Tableau 5-9. Détermination des quantiles pour les enveloppes supérieure et inférieure pour l'allométrie hauteur totale – dbh.

espèce	effectif	enveloppe supérieure $q < 1-10/n$	enveloppe inférieure $q' > 1-q$
<i>Dipterocarpus indicus</i>	225	0,96	0,04
<i>Vateria indica</i>	1171	0,99	0,01
<i>Knema attenuata</i>	247	0,96	0,04
<i>Humboldtia brunonis</i>	486	0,98	0,02

L'exploration de la déviance du modèle en fonction des valeurs initiales des paramètres a et b (Figure 5-3) permet de sélectionner les valeurs correspondant à la déviance minimum.

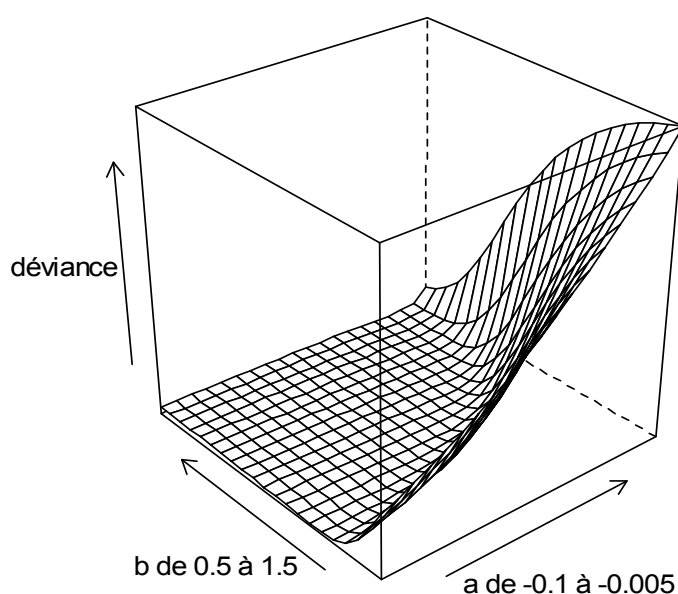


Figure 5-3. Evolution de la déviance en fonction des valeurs des paramètres a et b d'une équation de type Weibull avec Hmax fixé pour *Dipterocarpus indicus*.

Les valeurs initiales des paramètres a et b correspondant à la déviance minimum sont relativement proches pour *D. indicus*, *V. indica* et *K. attenuata* (Tableau 5-10).

Tableau 5-10. Résultats des ajustements pour l'enveloppe supérieure de l'allométrie H-dbh avec une équation de type Weibull.

espèce	quantile	déviance	Hmax	a	b
<i>Dipterocarpus indicus</i>	0,96	76,75	55,2	-0,045	0,95
<i>Vateria indica</i>	0,99	147,66	54,6	-0,04	1
<i>Knema attenuata</i>	0,96	47,78	31,4	-0,05	1,05
<i>Humboldtia brunonis</i>	0,98	59,16	17	-0,1	1,25

Pour *D. indicus*, l'ajustement avec une fonction de type Weibull est visuellement bien adapté aux observations, même si l'asymptote de la courbe enveloppe inférieure semble légèrement sous-estimée, alors qu'un ajustement avec une équation de type puissance conduit à une surestimation de la hauteur totale pour les dbh les plus élevés (Figure 5-4).

Sur la Figure 5-4, on observe également que les points situés au-dessus de la courbe enveloppe supérieure (individus très élancés) correspondent plutôt à des individus de gros diamètre alors que ceux situés en dessous de la courbe enveloppe inférieure (individus très trapus) correspondent à des arbres de petit à moyen diamètre.

Pour l'équation de type puissance, l'ajustement de la courbe moyenne est très proche de l'ajustement de la courbe médiane par régression par quantile (Figure 5-4, Tableau 5-11). On observe une légère différence entre ces deux ajustements pour l'équation de type Weibull. Plus le dbh est élevé, plus la relation médiane est proche de la courbe enveloppe supérieure.

Tableau 5-11. Résultats des ajustements de l'allométrie hauteur totale – dbh sur les mesures de *Dipterocarpus indicus*.

	Quantile	Equation de type Weibull			Equation de type puissance	
		Hmax	a	b	a	b
Enveloppe supérieure	0,96	55,2			3,84	0,63
Enveloppe inférieure	0,04	29,54	-0,045	0,95	1,86	0,65
Médiane	0,50	44,22			2,79	0,63
Moyenne	-	48,93	-0,028	1	2,72	0,64

Dipterocarpus indicus

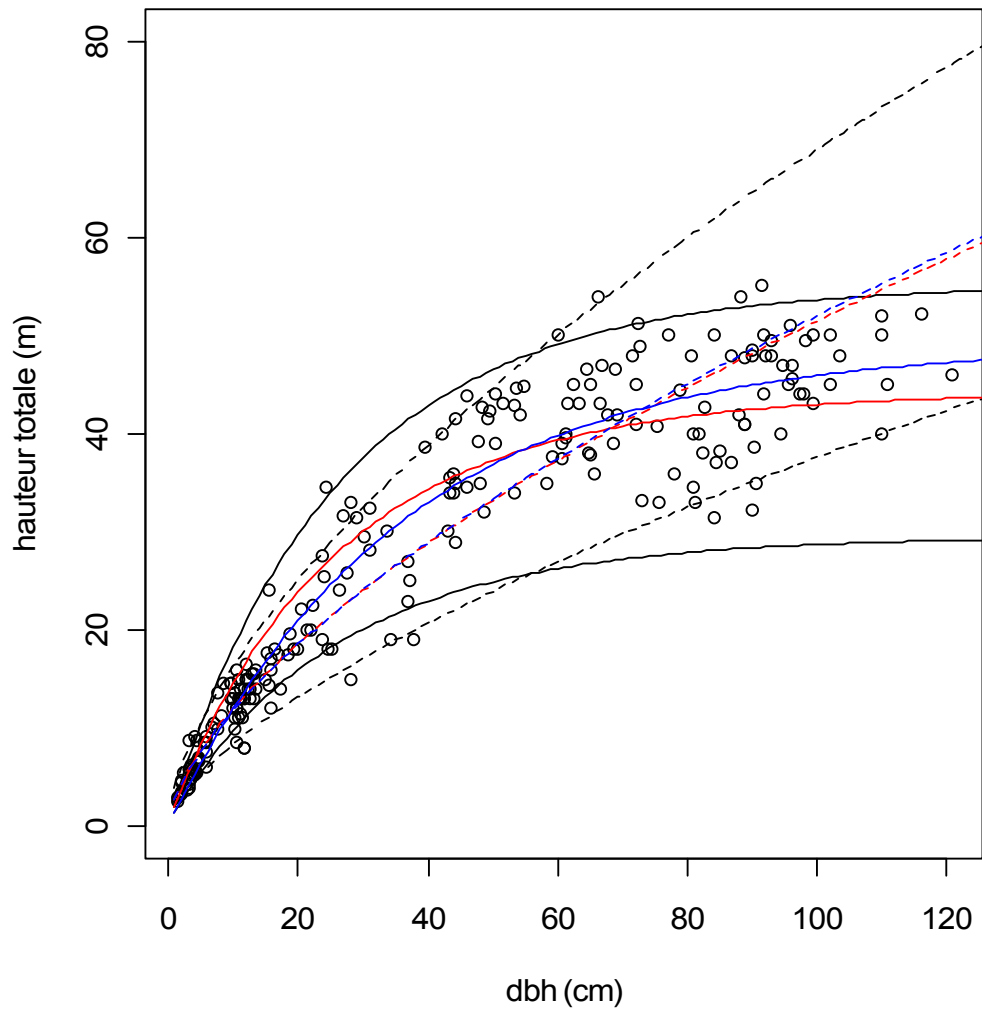


Figure 5-4. Projection des mesures de *Dipterocarpus indicus* et des ajustements des enveloppes supérieure, inférieure (en noir, par régression par quantile), médiane (en rouge, par régression par quantile) et moyenne (en bleu, par régression classique) pour une équation de type Weibull (trait plein, par régression non linéaire) et pour une équation de type puissance (tirets, par régression linéaire après transformation logarithmique).

De même que pour *D. indicus*, l'équation de type Weibull est visuellement mieux adaptée que l'équation de type puissance pour l'ajustement des enveloppes aux observations (Figure 5-5). Pour les deux types d'équations, l'ajustement de la courbe moyenne est très proche de l'ajustement de la courbe médiane par régression par quantile (Figure 5-5, Tableau 5-12).

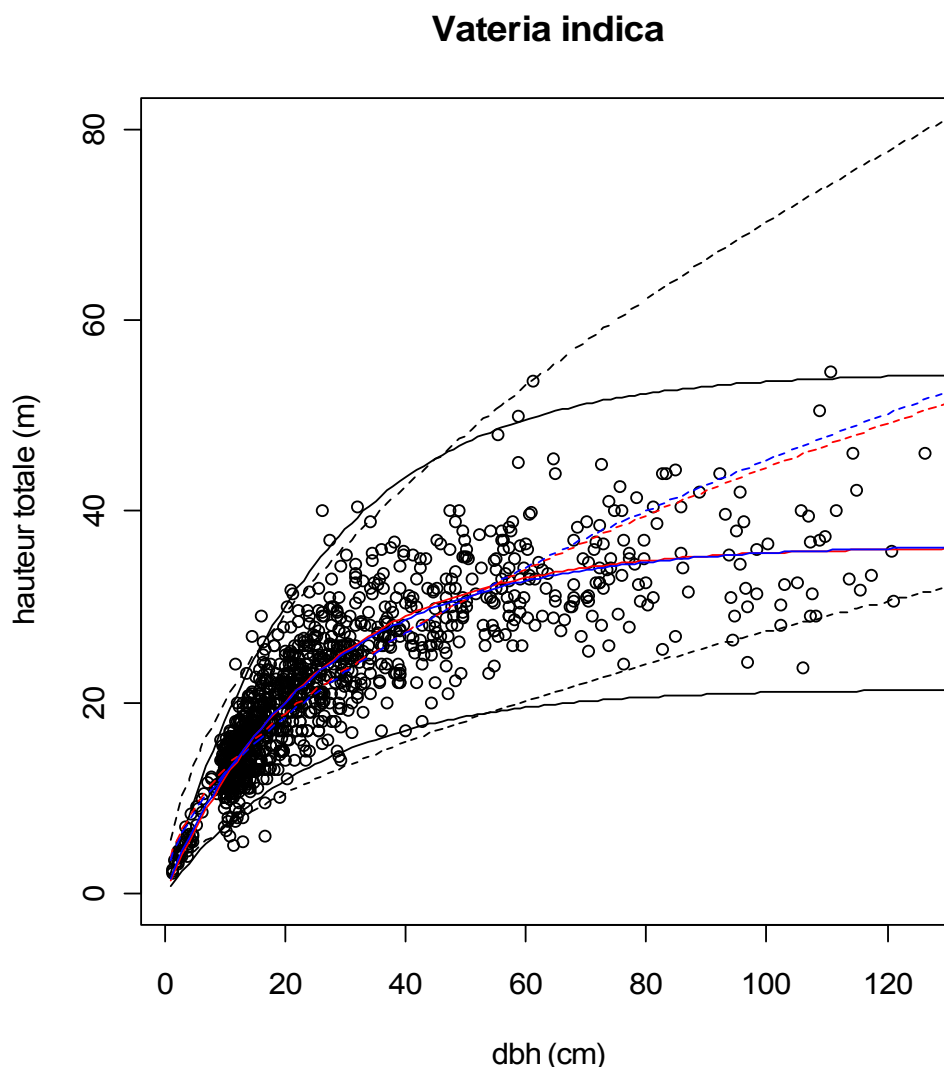


Figure 5-5. Projection des mesures de *Vateria indica* et des ajustements des enveloppes supérieure, inférieure (en noir, par régression par quantile), médiane (en rouge, par régression par quantile) et moyenne (en bleu, par régression classique) pour une équation de type Weibull (trait plein, par régression non linéaire) et pour une équation de type puissance (tirets, par régression linéaire après transformation logarithmique).

Tableau 5-12. Résultats des ajustements de l'allométrie hauteur totale – dbh sur les mesures de *Vateria indica*.

	Quantile	Equation de type Weibull			Equation de type puissance	
		Hmax	a	b	a	b
Enveloppe supérieure	0,99	54,6	-0,04	1	5,66	0,55
Enveloppe inférieure	0,01	21,42	-0,04	1	1,73	0,60
Médiane	0,50	36,31	-0,04	1	3,81	0,53
Moyenne	-	36,58	-0,046	0,95	3,47	0,56

De même que pour *D. indicus* et *V. indica*, l'équation de type Weibull est visuellement mieux adaptée que l'équation de type puissance pour l'ajustement des enveloppes aux observations (Figure 5-6). Pour l'équation de type puissance, l'ajustement de la courbe moyenne donne les mêmes résultats que l'ajustement de la courbe médiane par régression par quantile (Tableau 5-13). Pour l'équation de type Weibull, on observe que la courbe moyenne est sensiblement plus proche de la courbe enveloppe supérieure pour les dbh les plus élevés alors que la courbe médiane se situe environ à mi-distance entre les deux courbes enveloppes.

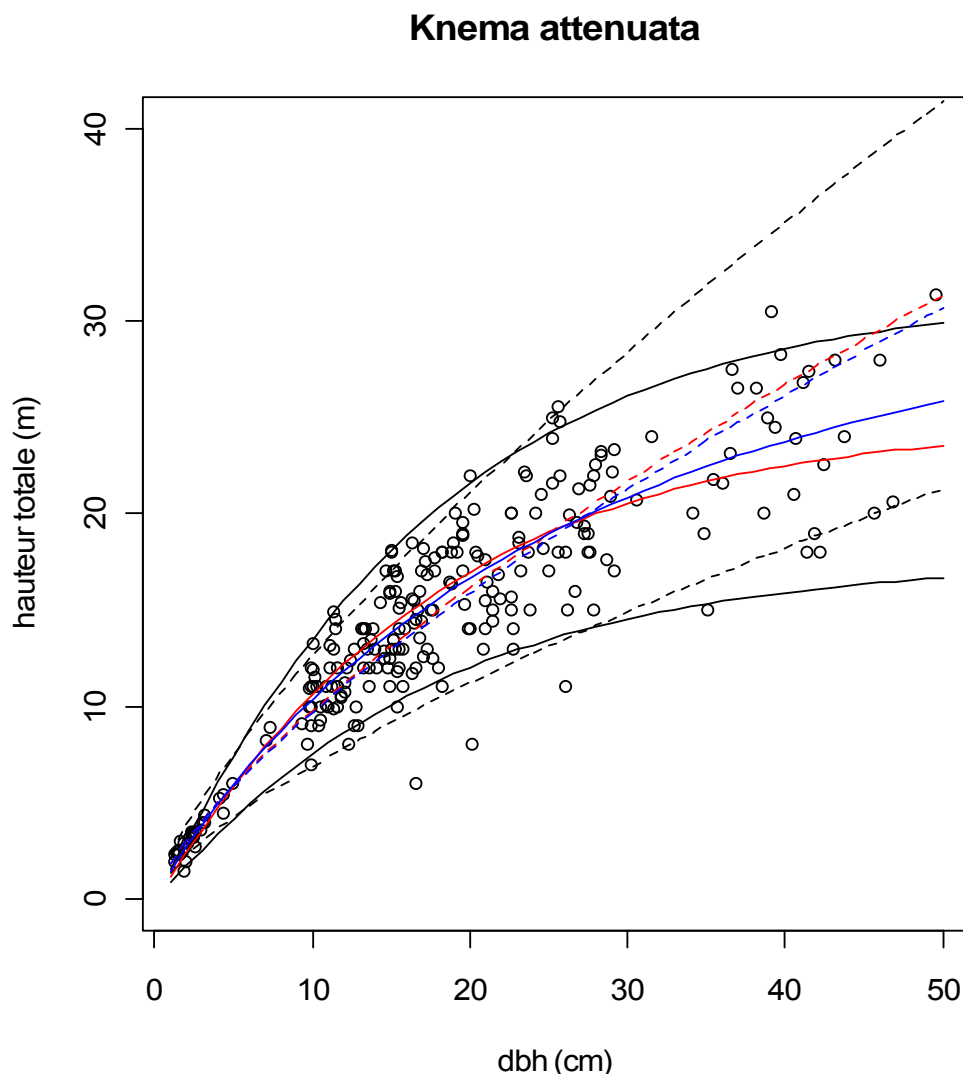


Figure 5-6. Projection des mesures de *Knema attenuata* et des ajustements des enveloppes supérieure, inférieure (en noir, par régression par quantile), médiane (en rouge, par régression par quantile) et moyenne (en bleu, par régression classique) pour une équation de type Weibull (trait plein, par régression non linéaire) et pour une équation de type puissance (tirets, par régression linéaire après transformation logarithmique).

Tableau 5-13. Résultats des ajustements de l'allométrie hauteur totale – dbh sur les mesures de *Knema attenuata*.

	Quantile	Equation de type Weibull			Equation de type puissance	
		Hmax	a	b	a	b
Enveloppe supérieure	0,96	31,4	-0,05	1,05	2,31	0,74
Enveloppe inférieure	0,04	17,50	-0,05	1,05	1,38	0,70
Médiane	0,50	24,72	-0,05	1,05	1,85	0,72
Moyenne	-	30,96	-0,049	0,92	1,85	0,72

Pour cette espèce de sous-bois, on observe également une surestimation de la hauteur totale pour les dbh les plus élevés par l'ajustement d'une équation de type puissance, bien que celle-ci soit moins marquée que pour les espèces de la canopée (Figure 5-7). Pour l'équation de type puissance, l'ajustement de la courbe moyenne est très proche de l'ajustement de la courbe médiane par régression par quantile (Tableau 5-14). Pour l'équation de type Weibull, on observe que la courbe moyenne est sensiblement plus proche de la courbe enveloppe inférieure pour les dbh les plus élevés alors que la courbe médiane se situe environ à mi-distance entre les deux courbes enveloppes (Figure 5-7).

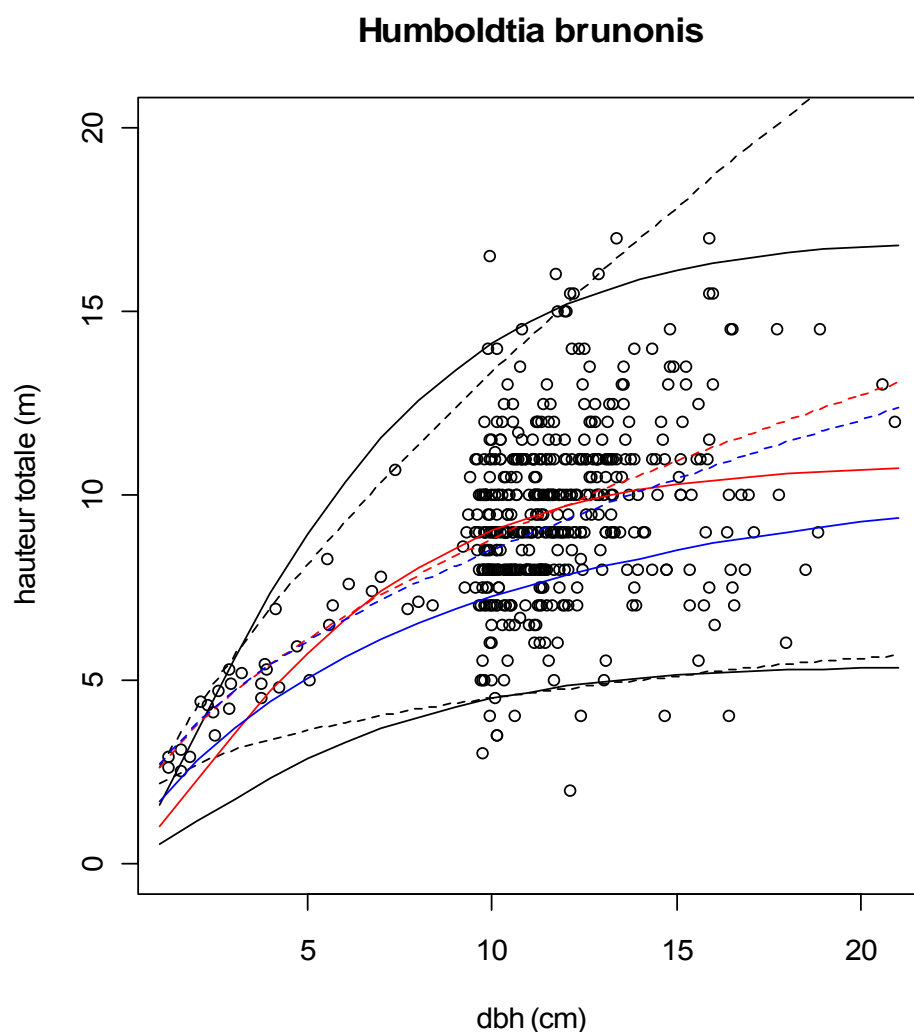


Figure 5-7. Projection des mesures de *Humboldtia brunonis* et des ajustements des enveloppes supérieure, inférieure (en noir, par régression par quantile), médiane (en rouge, par régression par quantile) et moyenne (en bleu, par régression classique) pour une équation de type Weibull (trait plein, par régression non linéaire) et pour une équation de type puissance (tirets, par régression linéaire après transformation logarithmique).

Tableau 5-14. Résultats des ajustements de l'allométrie hauteur totale – dbh sur les mesures de *Humboldtia brunonis*.

	Quantile	Equation de type Weibull			Equation de type puissance	
		Hmax	a	b	a	b
Enveloppe supérieure	0,98	17	-0,1	1,25	2,60	0,71
Enveloppe inférieure	0,02	5,4	-0,1	1,25	2,18	0,31
Médiane	0,50	10,87	-0,1	1,25	2,62	0,53
Moyenne	-	13,46	-0,17	0,81	2,70	0,50

Pour les quatre espèces, on retiendra l'équation de type Weibull qui permet de prendre en compte le ralentissement marqué de la croissance en hauteur à partir d'un certain dbh (ou d'une certaine hauteur).

Dans une certaine mesure, le meilleur ajustement avec une fonction de type Weibull est peut-être lié au fait que l'ajustement du modèle puissance est réalisé par régression linéaire simple après transformation logarithmique (donc en supposant des résidus gaussiens) sans prendre en compte le modèle log-normal de distribution des résidus.

Alors que *D. indicus* a en moyenne une hauteur totale plus élevée pour un dbh donné que *V. indica* (à partir de 20 cm de dbh), l'ajustement des courbes enveloppes permet de mettre en évidence le fait que les deux espèces atteignent des hauteurs semblables pour la courbe enveloppe supérieure mais que *D. indicus* a une hauteur minimum supérieure à *V. indica* (Figure 5-8).

On remarque également que la gamme des hauteurs entre la courbe médiane et la courbe enveloppe supérieure est plus réduite pour *D. indicus* que pour *V. indica*, ce qui traduit le fait que *D. indicus* atteint plus systématiquement le haut de la canopée ou l'étage émergent que *V. indica*.

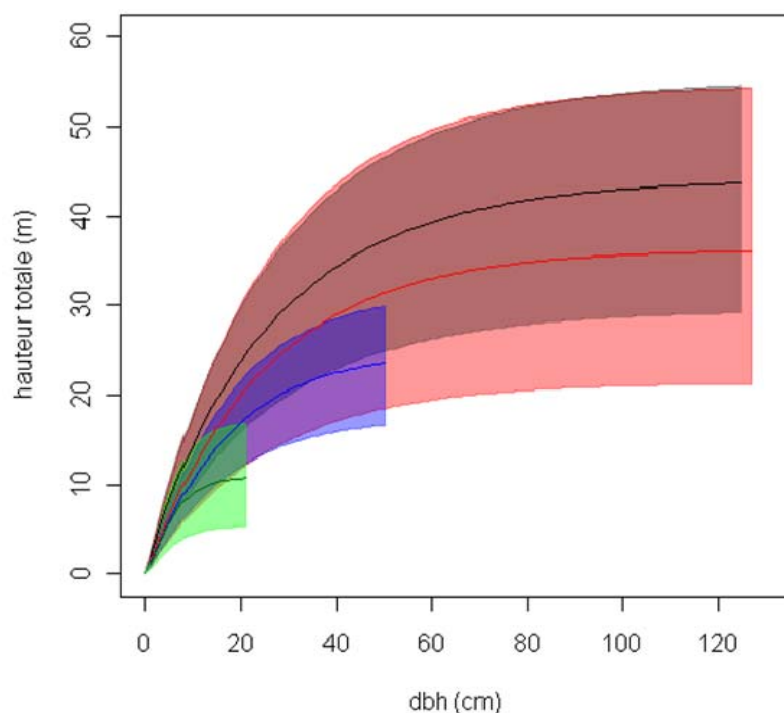


Figure 5-8. Projection des ajustements des enveloppes et de la médiane pour l'allométrie hauteur totale – dbh avec une équation de type Weibull pour *Dipterocarpus indicus* (noir), *Vateria indica* (rouge), *Knema attenuata* (bleu) et *Humboldtia brunonis* (vert).

La Figure 5-8 permet de comparer l'espace vertical occupé par chaque espèce pour un dbh donné. *V. indica* est l'espèce qui présente la plus grande amplitude de variation de l'allométrie hauteur totale – dbh ; cependant, c'est *H. brunonis* qui présente l'indice de plasticité le plus élevé (Tableau 5-15).

Tableau 5-15. Calcul de l'indice de plasticité : rapport $H_{\text{max}}_{\text{enveloppe supérieure}} / H_{\text{max}}_{\text{enveloppe inférieure}}$.

espèce	Hmax _{sup}	Hmax _{inf}	Indice de plasticité
<i>Dipterocarpus indicus</i>	55,2	29,54	1,87
<i>Vateria indica</i>	54,6	21,42	2,55
<i>Knema attenuata</i>	31,4	17,5	1,79
<i>Humboldtia brunonis</i>	17	5,4	3,15

5.3.2.1. Diamètre du houppier – dbh

Les quantiles sont déterminés en fonction des effectifs pour les ajustements des courbes enveloppes (Tableau 5-16).

Tableau 5-16. Détermination des quantiles pour les enveloppes supérieure et inférieure pour l'allométrie diamètre du houppier – dbh.

espèce	effectif	Limites quantiles	
		supérieur	inférieur
<i>Dipterocarpus indicus</i>	135	0,93	0,07
<i>Vateria indica</i>	656	0,98	0,02
<i>Knema attenuata</i>	198	0,95	0,05
<i>Humboldtia brunonis</i>	230	0,96	0,04

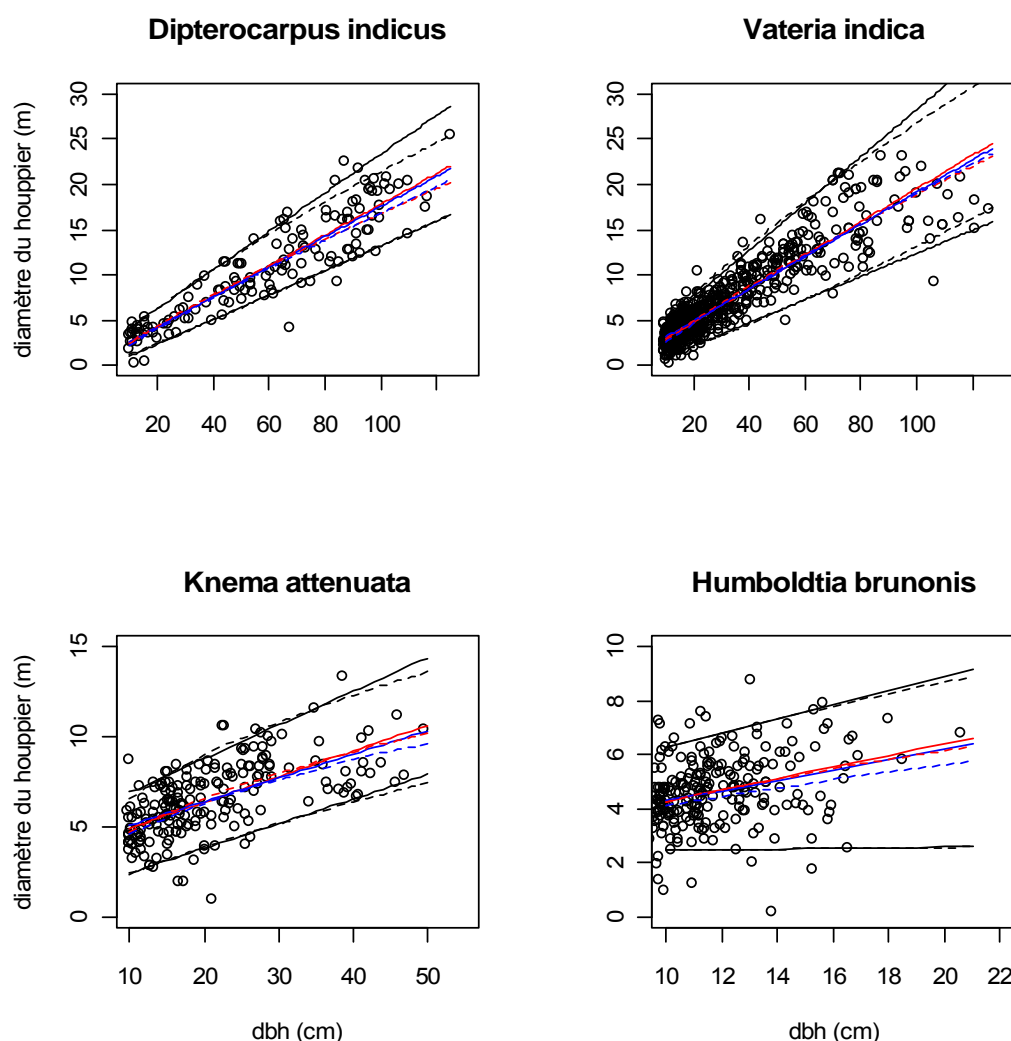


Figure 5-9. Projection des observations et des ajustements des enveloppes supérieure et inférieure (en noir, par régression par quantile), de la médiane (en rouge, par régression par quantile) et de la moyenne (en bleu, par régression linéaire simple) pour une équation linéaire simple (trait plein) et pour une équation de type puissance linéarisée (tirets) pour l'allométrie diamètre du houppier – dbh.

Pour les quatre espèces, les équations de type puissance (après linéarisation logarithmique) ou linéaire simple donnent des résultats très proches (Figure 5-9). Les ajustements moyens par régression des moindres carrés et de la médiane par régression par quantile sont également très proches (Tableau 5-17).

Tableau 5-17. Résultats des ajustements de l'allométrie diamètre du houppier – dbh pour les quatre espèces.

espèce	courbe	D = a + b*dbh		D = a*dbh^b	
		a	b	a	b
<i>Dipterocarpus indicus</i>	Enveloppe supérieure	2,01	0,21	0,63	0,76
	Enveloppe inférieure	-0,38	0,13	0,11	1,05
	médiane	0,83	0,17	0,36	0,83
	moyenne	0,91	0,17	0,28	0,88
<i>Vateria indica</i>	Enveloppe supérieure	2,34	0,26	0,79	0,76
	Enveloppe inférieure	-0,39	0,13	0,063	1,16
	médiane	1,07	0,18	0,39	0,84
	moyenne	1,31	0,18	0,33	0,88
<i>Knema attenuata</i>	Enveloppe supérieure	5,07	0,18	2,31	0,45
	Enveloppe inférieure	1,10	0,14	0,47	0,71
	médiane	3,54	0,14	1,59	0,47
	moyenne	3,78	0,13	1,57	0,46
<i>Humboldtia brunonis</i>	Enveloppe supérieure	3,63	0,26	2,10	0,47
	Enveloppe inférieure	2,34	0,013	2,08	0,072
	médiane	2,15	0,21	1,28	0,52
	moyenne	2,36	0,19	1,45	0,45

La Figure 5-10 et la Figure 5-11 permettent de comparer l'espace horizontal occupé par le houppier de chaque espèce pour un dbh donné. *V. indica* est l'espèce qui présente la plus grande amplitude de variation de l'allométrie diamètre du houppier – dbh.

D. indicus et *V. indica* ont un diamètre moyen du houppier assez proche pour un dbh donné. Cependant, *V. indica* présente une amplitude de variation légèrement plus grande que *D. indicus* pour l'allométrie diamètre du houppier – dbh (Figure 5-10 et Figure 5-11). Pour ces deux espèces, les courbes enveloppes inférieures sont très proches mais *V. indica* peut atteindre un diamètre de houppier plus élevé que *D. indicus* pour un dbh donné.

Les espèces de sous-canopée (*K. attenuata*) et de sous-bois (*H. brunonis*) présentent, pour les diamètres les plus faibles, des courbes enveloppe supérieure et inférieure plus élevées que les deux Dipterocarpaceae. *K. attenuata* et *H. brunonis* présentent une plus forte capacité d'extension latérale du houppier dans les faibles dbh. Leurs courbes moyennes reflètent également ce comportement puisqu'elles sont supérieures à celles des deux Dipterocarpaceae.

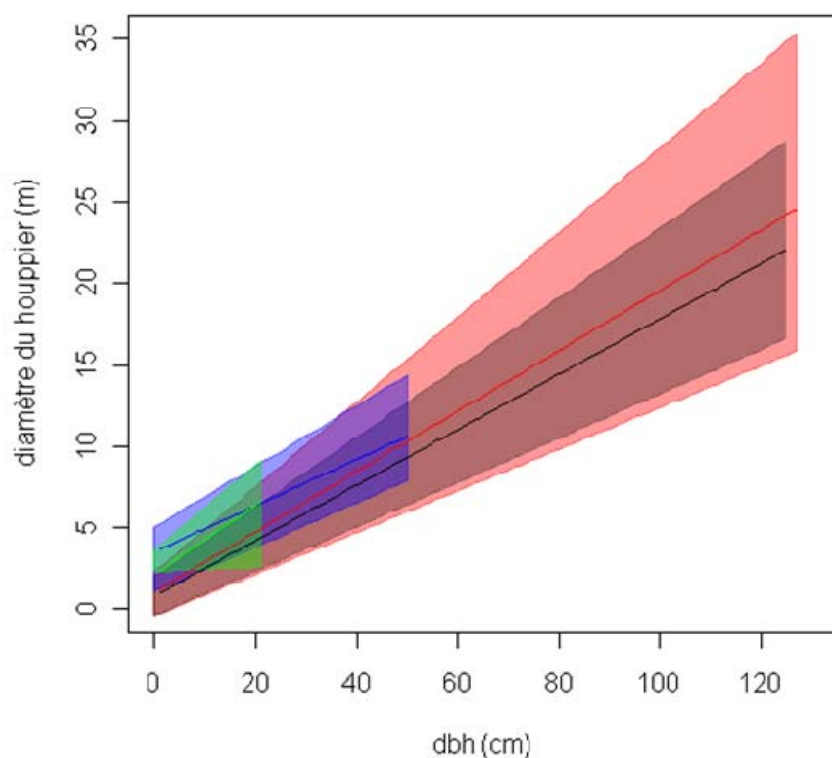


Figure 5-10. Projection des enveloppes et de la médiane de l'allométrie diamètre du houppier – dbh ajustée par une équation linéaire simple pour *Dipterocarpus indicus* (noir), *Vateria indica* (rouge), *Knema attenuata* (bleu) et *Humboldtia brunonis* (vert).

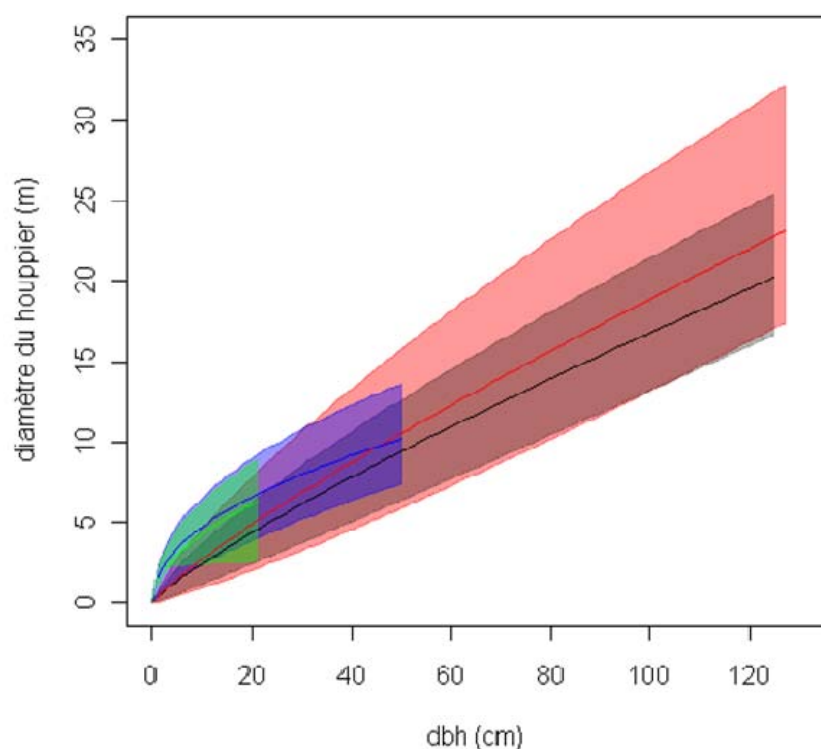


Figure 5-11. Projection des enveloppes et de la médiane de l'allométrie diamètre du houppier – dbh ajustée par une équation de type puissance linéarisée pour *Dipterocarpus indicus* (noir), *Vateria indica* (rouge), *Knema attenuata* (bleu) et *Humboldtia brunonis* (vert).

5.3.2.2. Profondeur du houppier – hauteur totale

Les quantiles sont déterminés en fonction des effectifs pour les ajustements des courbes enveloppes (Tableau 5-18).

Tableau 5-18. Détermination des quantiles pour les enveloppes supérieure et inférieure pour l'allométrie profondeur du houppier – hauteur totale.

espèce	effectif	Limites quantiles	
		supérieur	inférieur
<i>Dipterocarpus indicus</i>	221	0,95	0,04
<i>Vateria indica</i>	792	0,99	0,01
<i>Knema attenuata</i>	239	0,96	0,04
<i>Humboldtia brunonis</i>	347	0,97	0,03

Pour les quatre espèces, les équations de type puissance (après linéarisation logarithmique) ou linéaire simple donnent des résultats très proches (Figure 5-12). Les ajustements moyens par régression des moindres carrés et de la médiane par régression par quantile sont également très proches (Tableau 5-19).

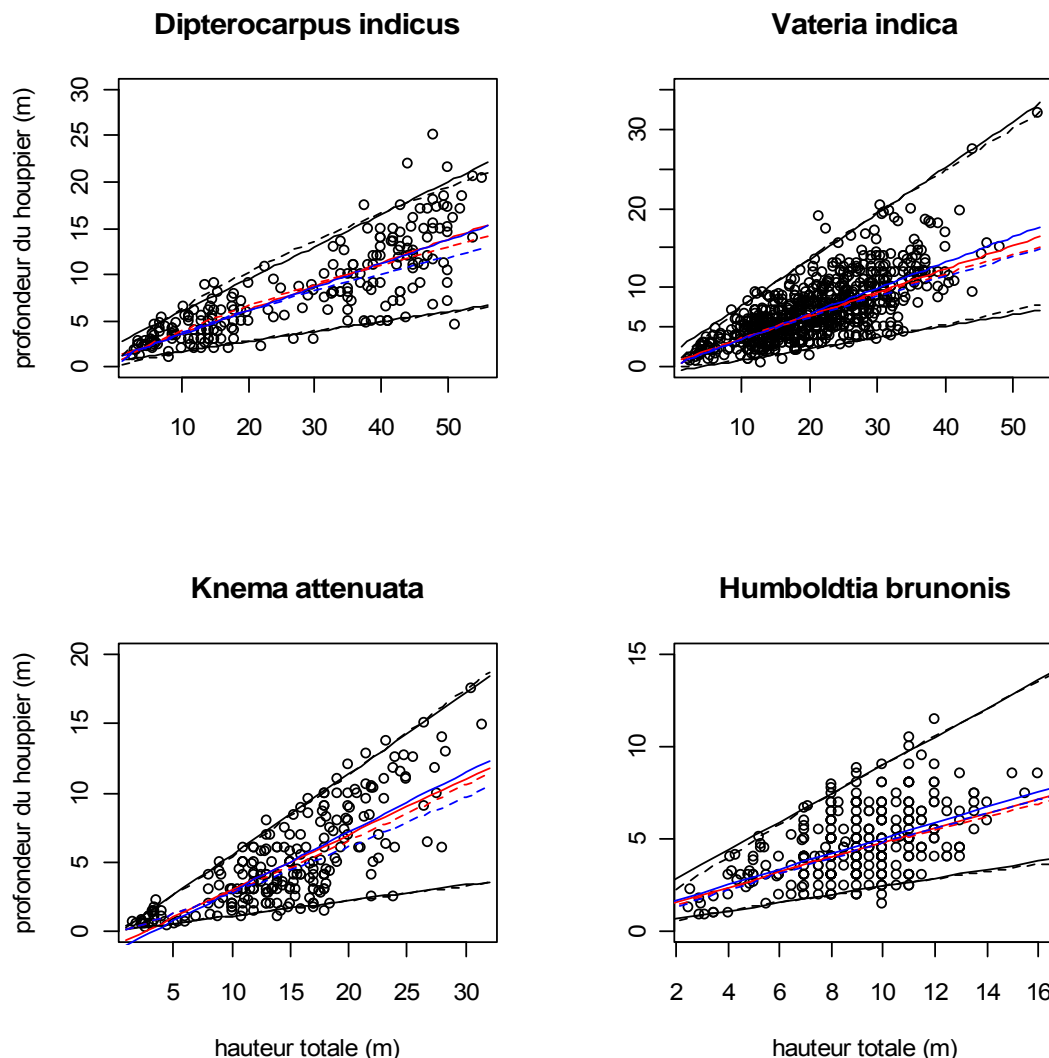


Figure 5-12. Projection des observations et des ajustements des enveloppes supérieure et inférieure (en noir, par régression par quantile), de la médiane (en rouge, par régression par quantile) et de la moyenne (en bleu, par régression classique) pour une équation linéaire simple (trait plein) et pour une équation de type puissance linéarisée (tirets) pour l'allométrie profondeur du houppier – hauteur totale.

Tableau 5-19. Résultats des ajustements de l'allométrie profondeur du houppier – hauteur totale pour les quatre espèces.

espèce	courbe	P = a + b*Ht		P = a*Ht^b	
		a	b	a	b
<i>Dipterocarpus indicus</i>	Enveloppe supérieure	2,50	0,35	1,28	0,69
	Enveloppe inférieure	0,61	0,11	0,26	0,80
	médiane	1,04	0,25	0,71	0,74
	moyenne	0,96	0,25	0,69	0,73
<i>Vateria indica</i>	Enveloppe supérieure	1,95	0,58	1,06	0,86
	Enveloppe inférieure	-0,57	0,14	0,044	1,30
	médiane	0,59	0,29	0,52	0,84
	moyenne	0,24	0,32	0,47	0,86
<i>Knema attenuata</i>	Enveloppe supérieure	-0,28	0,58	0,46	1,07
	Enveloppe inférieure	0,011	0,11	0,12	0,98
	médiane	-1,00	0,40	0,18	1,19
	moyenne	-1,40	0,43	0,20	0,14
<i>Humboldtia brunonis</i>	Enveloppe supérieure	1,33	0,77	1,22	0,87
	Enveloppe inférieure	0,20	0,22	0,35	0,84
	médiane	0,80	0,40	0,78	0,79
	moyenne	0,84	0,42	0,69	0,84

La Figure 5-13 et la Figure 5-14 permettent de comparer l'espace vertical occupé par le houppier de chaque espèce pour une hauteur totale donnée. *V. indica* est là encore l'espèce qui présente la plus grande amplitude de variation de l'allométrie profondeur du houppier – hauteur totale.

D. indicus et *V. indica* ont une profondeur moyenne du houppier assez proche pour une hauteur totale donnée. Cependant, *V. indica* présente une amplitude de variation plus grande que *D. indicus* (Figure 5-13 et Figure 5-14). Pour ces deux espèces, les courbes enveloppes inférieures sont semblables mais *V. indica* peut atteindre une profondeur de houppier plus élevée que *D. indicus* pour une hauteur totale donnée.

Les espèces de sous-canopée (*K. attenuata*) et de sous-bois (*H. brunonis*) présentent des courbes enveloppes à peu près comprises dans l'amplitude de variation de *V. indica*.

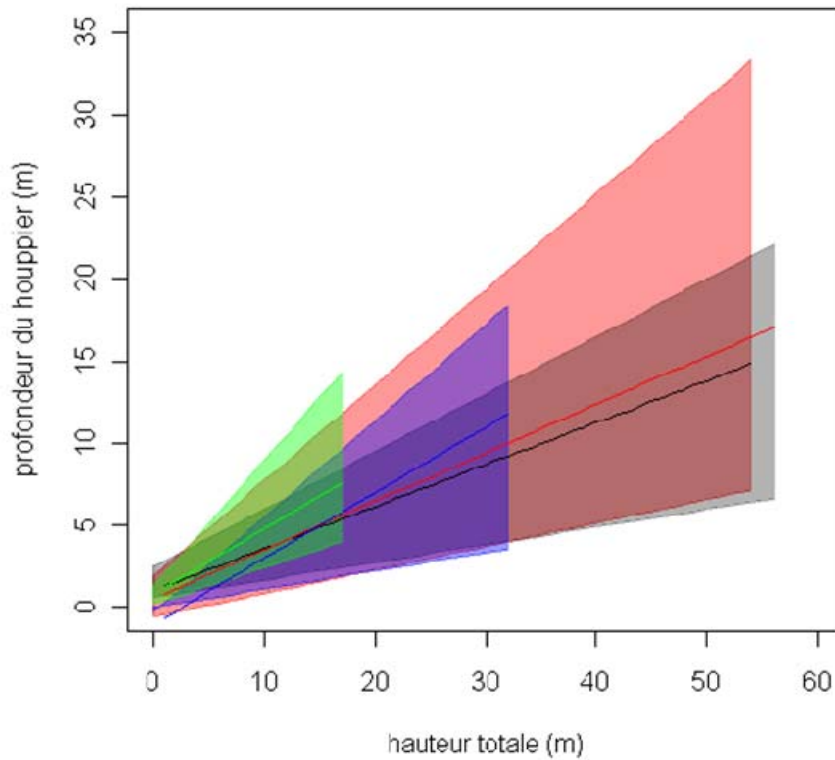


Figure 5-13. Projection des enveloppes et de la médiane de l'allométrie profondeur du houppier – hauteur totale ajustée par une équation linéaire simple pour *Dipterocarpus indicus* (noir), *Vateria indica* (rouge), *Knema attenuata* (bleu) et *Humboldtia brunonis* (vert).

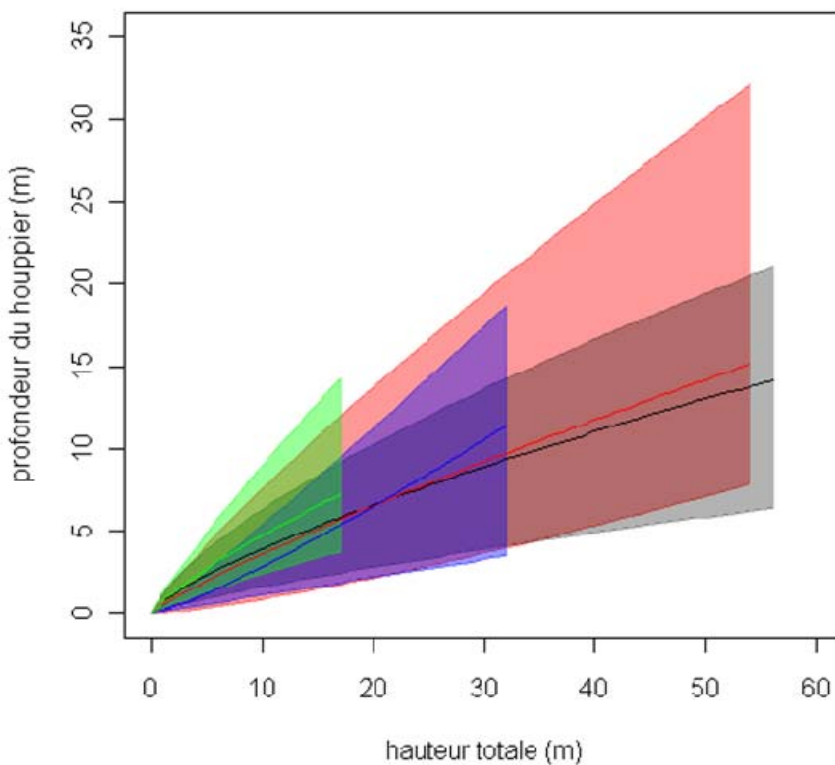


Figure 5-14. Projection des enveloppes et de la médiane de l'allométrie profondeur du houppier – hauteur totale ajustée par une équation de type puissance linéarisée pour *Dipterocarpus indicus* (noir), *Vateria indica* (rouge), *Knema attenuata* (bleu) et *Humboldtia brunonis* (vert).

5.3.2.3. Surface du houppier – dbh

Les quantiles sont déterminés en fonction des effectifs pour les ajustements des courbes enveloppes (Tableau 5-20).

Tableau 5-20. Détermination des quantiles pour les enveloppes supérieure et inférieure pour l'allométrie surface du houppier – dbh.

espèce	effectif	Limites quantiles	
		supérieur	inférieur
<i>Dipterocarpus indicus</i>	123	0,92	0,08
<i>Vateria indica</i>	598	0,98	0,02
<i>Knema attenuata</i>	197	0,95	0,05
<i>Humboldtia brunonis</i>	227	0,95	0,04

Excepté pour les plus gros individus de *V. indica*, les équations de type puissance (après linéarisation logarithmique) ou linéaire simple donnent des résultats très proches (Figure 5-15). Les ajustements moyens par régression des moindres carrés et de la médiane par régression par quantile sont également très proches (Tableau 5-21).

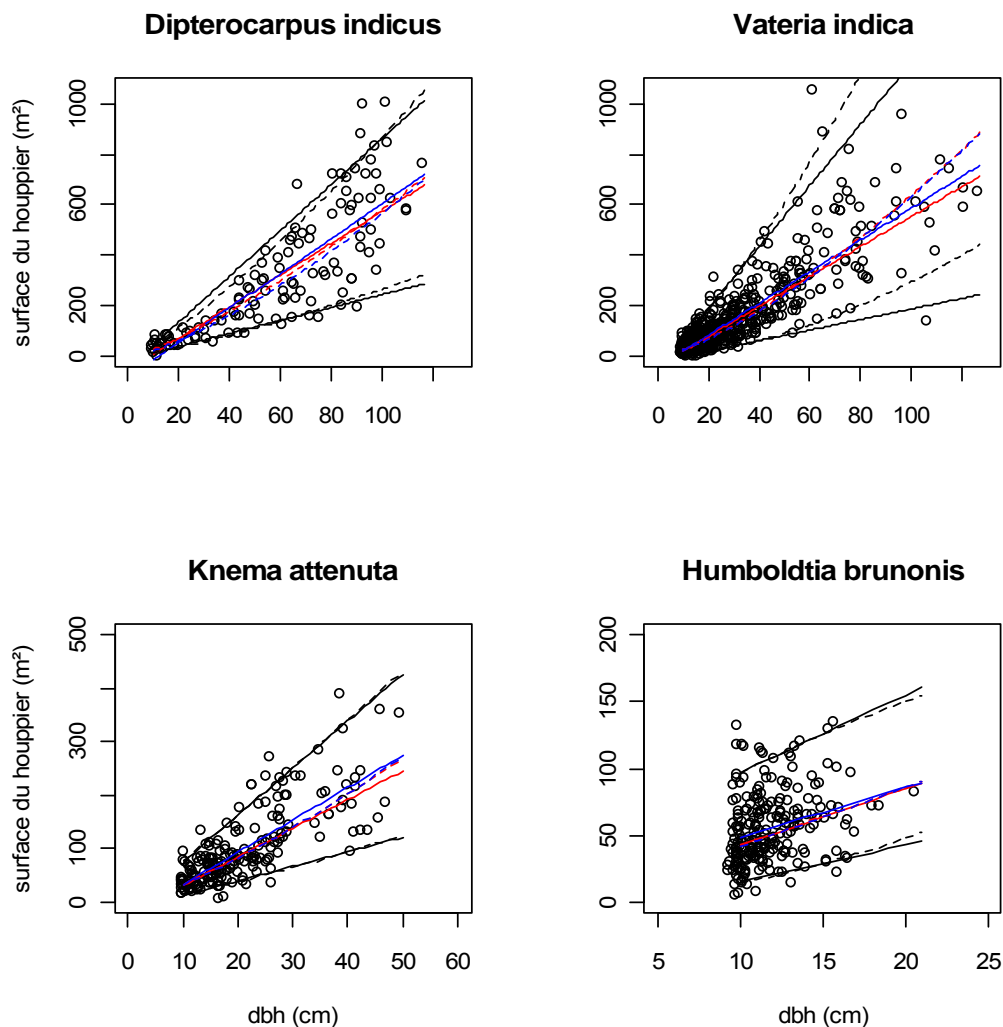


Figure 5-15. Projection des observations et des ajustements des enveloppes supérieure et inférieure (en noir, par régression par quantile), de la médiane (en rouge, par régression par quantile) et de la moyenne (en bleu, par régression classique) pour une équation linéaire simple (trait plein) et pour une équation de type puissance linéarisée (tirets) pour l'allométrie surface du houppier – dbh.

Tableau 5-21. Résultats des ajustements de l'allométrie surface du houppier – dbh pour les quatre espèces.

espèce	courbe	S = a + b*dbh		S = a*dbh^b	
		a	b	a	b
<i>Dipterocarpus indicus</i>	Enveloppe supérieure	-45,03	9,05	2,69	1,25
	Enveloppe inférieure	-10,89	2,55	0,82	1,26
	médiane	-52,78	6,24	1,56	1,28
	moyenne	-81,90	6,84	1,06	1,36
<i>Vateria indica</i>	Enveloppe supérieure	-49,83	12,10	3,81	1,29
	Enveloppe inférieure	-20,50	2,08	0,12	1,69
	médiane	-38,52	5,92	1,22	1,36
	moyenne	-41,22	6,28	1,10	1,38
<i>Knema attenuata</i>	Enveloppe supérieure	-11,88	8,76	6,75	1,06
	Enveloppe inférieure	-13,81	2,71	0,88	1,27
	médiane	-21,88	5,35	1,79	1,28
	moyenne	-26,34	6,02	1,70	1,30
<i>Humboldtia brunonis</i>	Enveloppe supérieure	39,18	5,78	22,90	0,63
	Enveloppe inférieure	-11,72	2,72	0,26	1,74
	médiane	0,20	4,24	4,15	1,01
	moyenne	12,18	3,68	3,81	1,04

La Figure 5-16 et la Figure 5-17 permettent de comparer la surface occupée par le houppier de chaque espèce pour un diamètre du tronc donné.

V. indica est toujours l'espèce qui présente la plus grande amplitude de variation de l'allométrie profondeur du houppier – hauteur totale. *D. indicus*, *K. attenuata* et *H. brunonis* présentent des distributions semblables pour leurs gammes de dbh communes.

Les quatre espèces ont une surface du houppier médiane équivalente pour un diamètre du tronc donné. La surface du houppier pour un dbh donné semble donc indépendante de l'espèce considérée.

Cependant, *V. indica* présente une amplitude de variation plus grande (Figure 5-16 et Figure 5-17), cette espèce peut notamment atteindre une surface de houppier plus élevée pour un diamètre du tronc donné.

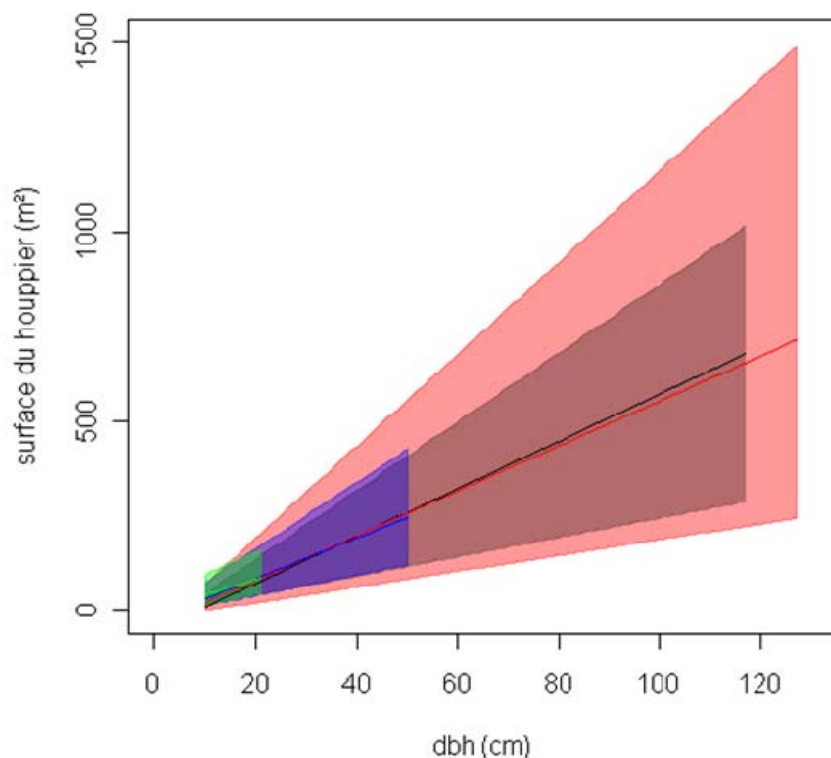


Figure 5-16. Projection des enveloppes et de la médiane de l'allométrie surface du houppier – dbh ajustée par une équation linéaire simple pour *Dipterocarpus indicus* (noir), *Vateria indica* (rouge), *Knema attenuata* (bleu) et *Humboldtia brunonis* (vert).

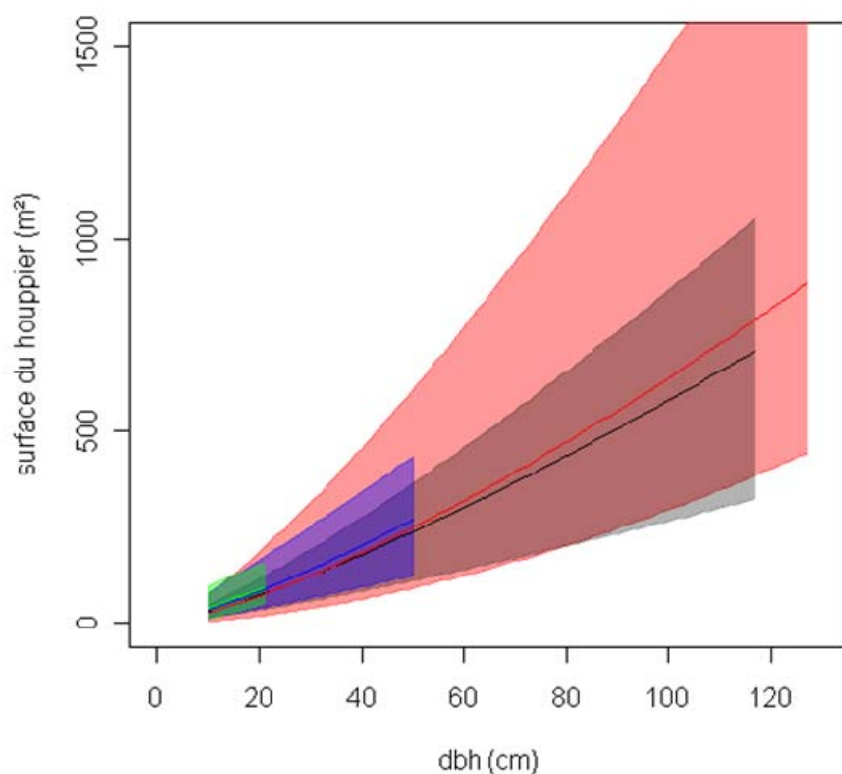


Figure 5-17. Projection des enveloppes et de la médiane de l'allométrie surface du houppier – dbh ajustée par une équation de type puissance linéarisée pour *Dipterocarpus indicus* (noir), *Vateria indica* (rouge), *Knema attenuata* (bleu) et *Humboldtia brunonis* (vert).

5.3.3. Comparaison des relations allométriques selon la situation par rapport à la pente du terrain pour *Dipterocarpus indicus* et *Vateria indica*

Une équation de type Weibull est ajustée par régression non linéaire par quantile pour déterminer les courbes enveloppes supérieure et inférieure et la courbe médiane pour les populations de *D. indicus* et *V. indica* situées sur pente forte et celles situées sur pente faible. Les courbes moyennes sont également ajustées par régression non linéaire pour ces quatre cas.

Pour les allométries diamètre du houppier – dbh, profondeur du houppier – hauteur totale et surface du houppier – dbh, une équation linéaire simple est ajustée par régression par quantile pour déterminer les courbes enveloppes supérieure et inférieure et la courbe médiane pour les populations de *D. indicus* et *V. indica* situées sur pente forte et celles situées sur pente faible. Les courbes moyennes sont également ajustées par régression linéaire pour ces quatre cas.

5.3.3.1. Allométries hauteur totale – dbh

Les quantiles sont déterminés en fonction des effectifs pour les ajustements des courbes enveloppes (Tableau 5-22).

Tableau 5-22. Détermination des quantiles pour l'ajustement des courbes enveloppes supérieure et inférieure de l'allométrie hauteur totale – dbh par espèce et par type de pente pour les individus de plus de 1 cm de dbh.

Espèce	Sur pente forte	quantiles	Sur pente faible	quantiles
<i>Dipterocarpus indicus</i>	76	0,13 - 0,87	168	0,06 - 0,94
<i>Vateria indica</i>	294	0,03 - 0,97	565	0,02 - 0,98

A part pour *V. indica* sur pente forte, la courbe enveloppe inférieure est bien ajustée pour les petits dbh mais tend à sous-estimer la hauteur totale pour les dbh plus élevés. De plus, pour *D. indicus* sur pente faible, l'ajustement de la courbe enveloppe supérieure semble surestimer la hauteur totale pour des dbh moyens (Figure 5-18).

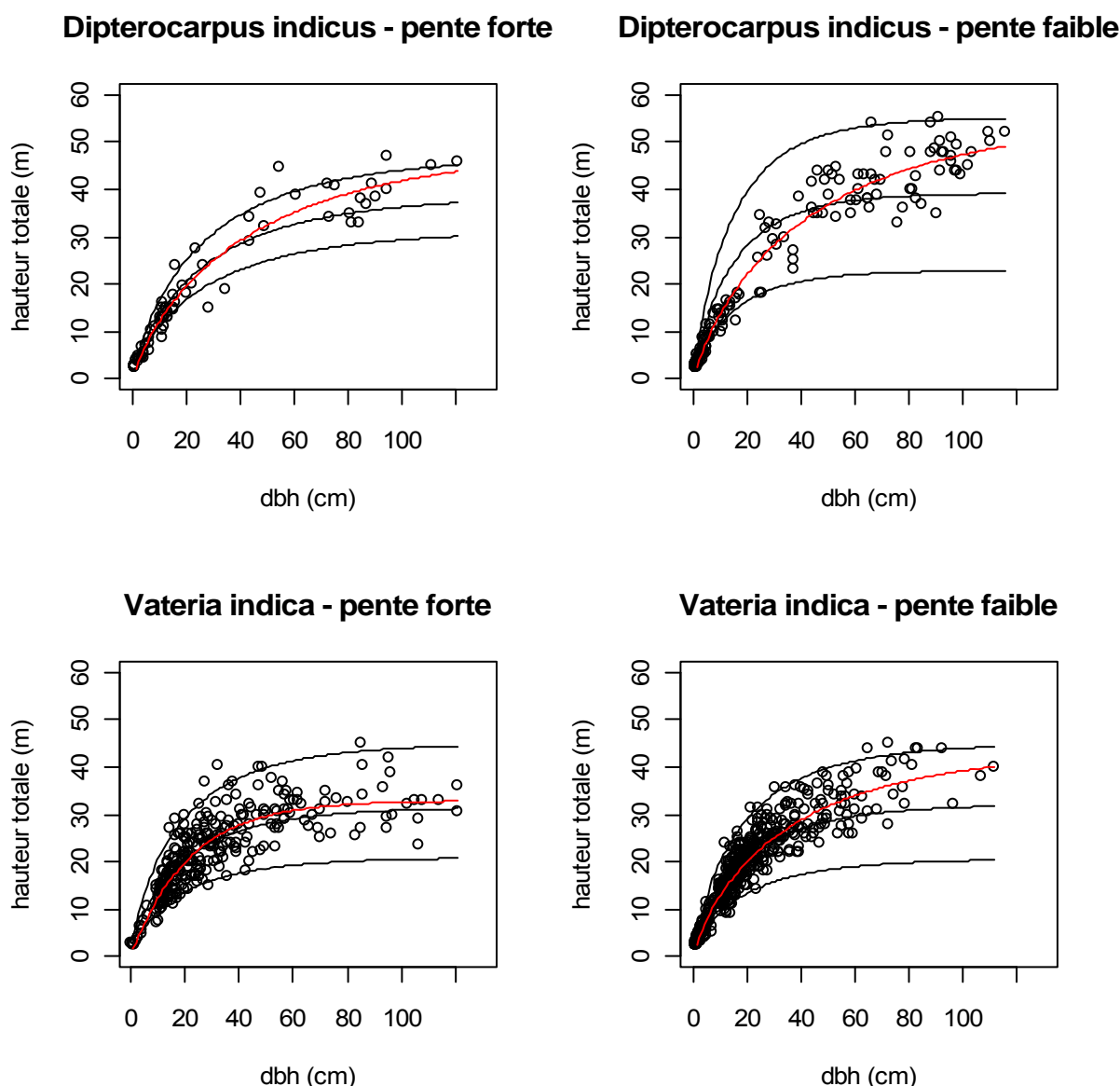


Figure 5-18. Ajustement d'une équation de type Weibull par régression non linéaire par quantile pour les enveloppes et la médiane de l'allométrie hauteur totale – dbh. Ajustement de la moyenne par régression non linéaire (en rouge).

L'hypothèse simplificatrice des enveloppes affines semble montrer ses limites lorsque les classes de pente sont distinguées, probablement à cause du déséquilibre du nombre d'individus entre petites et grandes classes et d'un nombre d'individus trop faible, dans les grandes classes de dbh.

D. indicus présente une amplitude de variation beaucoup plus large sur pente faible que sur pente forte ; alors que l'allométrie hauteur totale – dbh de *V. indica* n'est pas contrainte par l'un ou l'autre des types de pente (Figure 5-19, Tableau 5-23). Cependant, en moyenne, les deux espèces ont une hauteur totale plus élevée sur pente faible que sur pente forte pour un dbh donné.

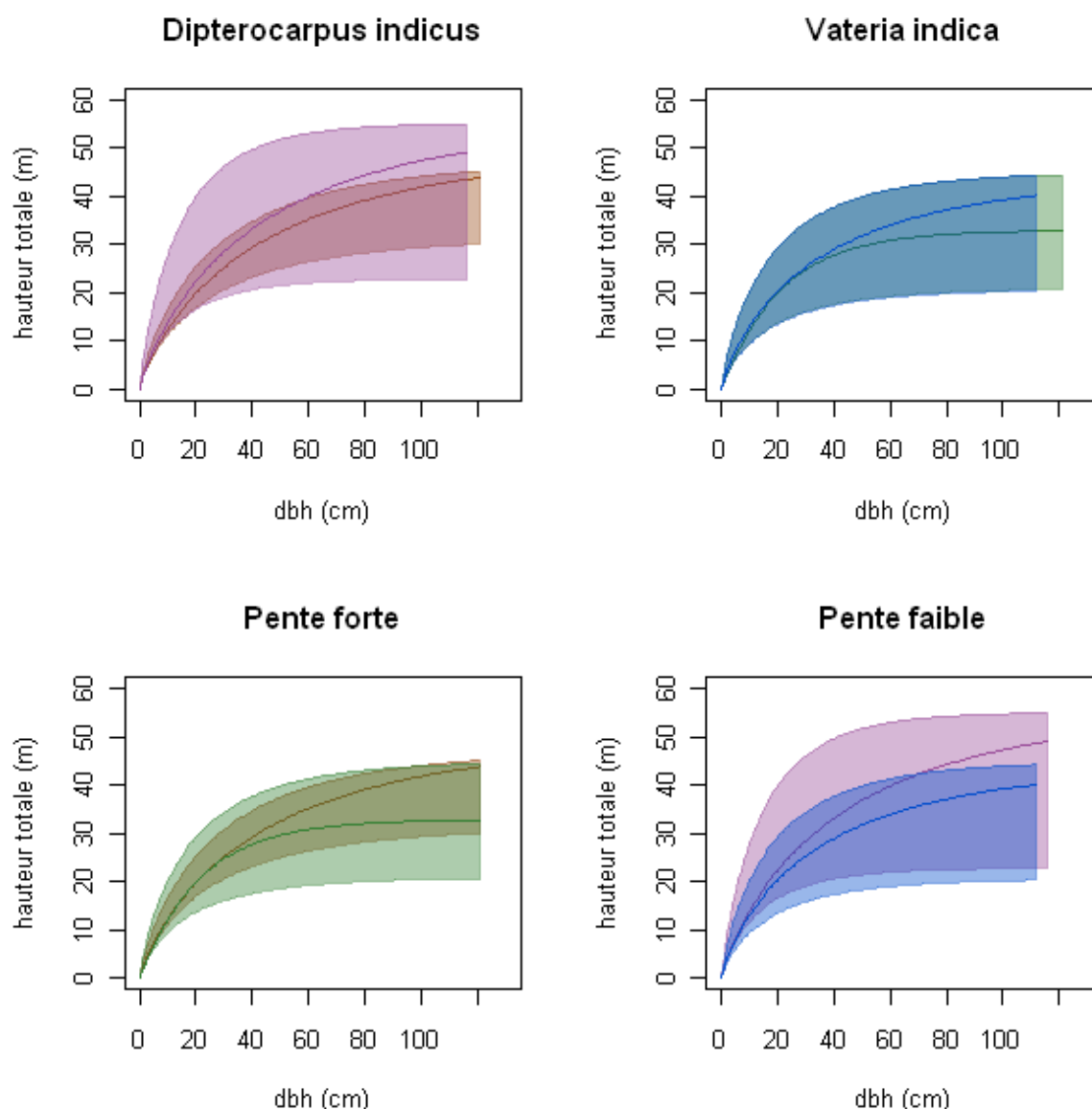


Figure 5-19. Comparaison des ajustements des enveloppes et de la moyenne pour *Dipterocarpus indicus* sur pente forte (beige) et pente faible (violet) et *Vateria indica* sur pente forte (vert) et pente faible (bleu).

Sur pente forte, les deux espèces atteignent la même hauteur maximum pour un dbh donné, bien que *D. indicus* soit en moyenne plus élancé que *V. indica* pour les dbh les plus élevés. La hauteur minimum pour un dbh donné est également plus élevée pour *D. indicus* (Figure 5-19, Tableau 5-23).

Sur pente faible, c'est la hauteur minimum pour un dbh donné qui est semblable pour les deux espèces. *D. indicus* peut atteindre une hauteur maximum plus élevée et est en moyenne plus élancé que *V. indica* pour un dbh donné (Figure 5-19, Tableau 5-23).

Tableau 5-23. Résultats des ajustements sur pente forte et pente faible pour *Dipterocarpus indicus* et *Vateria indica*.

espèce	pente	courbe	quantile	Equation de type Weibull		
				Hmax	a	b
<i>Dipterocarpus indicus</i>	forte	Enveloppe supérieure	0,87	47		
		Enveloppe inférieure	0,03	31,29	-0,07	0,80
		Médiane	0,50	38,68		
		Moyenne	-	49,07	-0,044	0,82
	faible	Enveloppe supérieure	0,94	55,2		
		Enveloppe inférieure	0,06	22,87	-0,10	0,85
		Médiane	0,50	39,23		
		Moyenne	-	55,1	-0,043	0,83
<i>Vateria indica</i>	forte	Enveloppe supérieure	0,98	45		
		Enveloppe inférieure	0,02	20,65	-0,095	0,80
		Médiane	0,50	32,24		
		Moyenne	-	43,97	-0,056	0,80
	faible	Enveloppe supérieure	0,97	45		
		Enveloppe inférieure	0,03	20,94	-0,095	0,80
		Médiane	0,50	31,59		
		Moyenne	-	32,92	-0,046	1,00

5.3.3.2. Allométries diamètre du houppier – dbh

Les quantiles sont déterminés en fonction des effectifs pour les ajustements des courbes enveloppes (Tableau 5-24).

Tableau 5-24. Nombre d'observations diamètre du houppier - dbh par espèce et par type de pente pour les individus de plus de 10cm de dbh et détermination des quantiles pour les ajustements des courbes enveloppes.

Espèce	Sur pente forte	quantiles	Sur pente faible	quantiles
<i>Dipterocarpus indicus</i>	34	0,29 - 0,70	99	0,10 - 0,90
<i>Vateria indica</i>	209	0,05 - 0,95	377	0,03 - 0,97

L'ajustement pour *D. indicus* sur pente forte est rendu très difficile par le faible nombre d'observations disponibles et leur distribution irrégulière (concentration dans les petits dbh). Pour les trois autres cas, l'ajustement des courbes enveloppes semble visuellement satisfaisant au moins dans les petites classes de dbh (Figure 5-20).

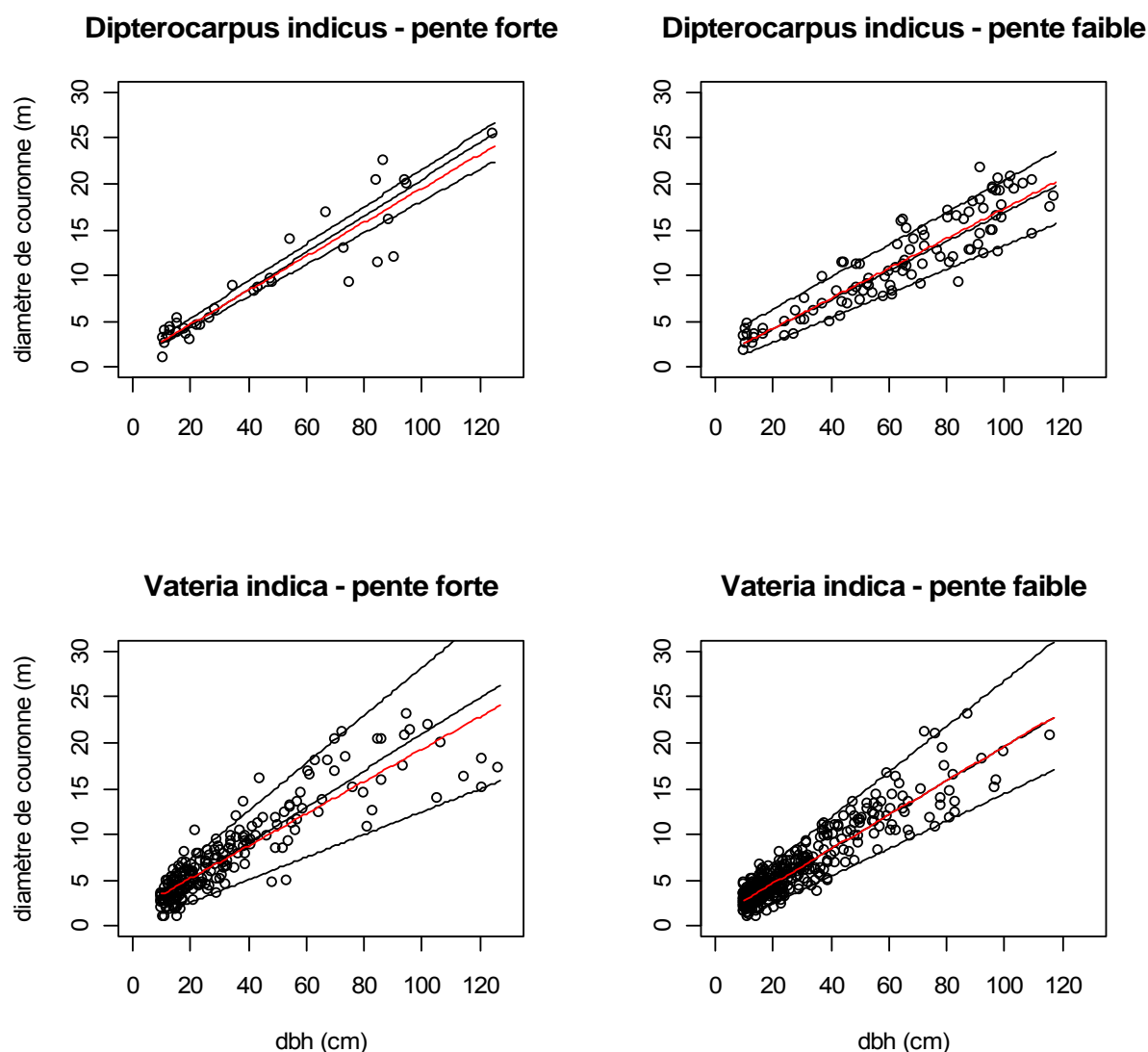


Figure 5-20. Ajustement d'une équation linéaire simple par régression par quantile pour les enveloppes et la médiane de l'allométrie diamètre de couronne – dbh. Ajustement de la moyenne par régression linéaire (en rouge).

D. indicus présente une amplitude de variation plus large sur pente faible que sur pente forte ; alors que l'ajustement de l'allométrie diamètre du houppier – dbh de *V. indica* donne des résultats très proches sur les deux types de pente (Figure 5-21, Tableau 5-25). En moyenne, pour un dbh donné, *D. indicus* a un diamètre de houppier plus élevé sur pente forte alors que *V. indica* a un diamètre du houppier équivalent sur les deux types de pente. Cependant, rappelons que l'ajustement des courbes est peu robuste pour *D. indicus* sur pente forte.

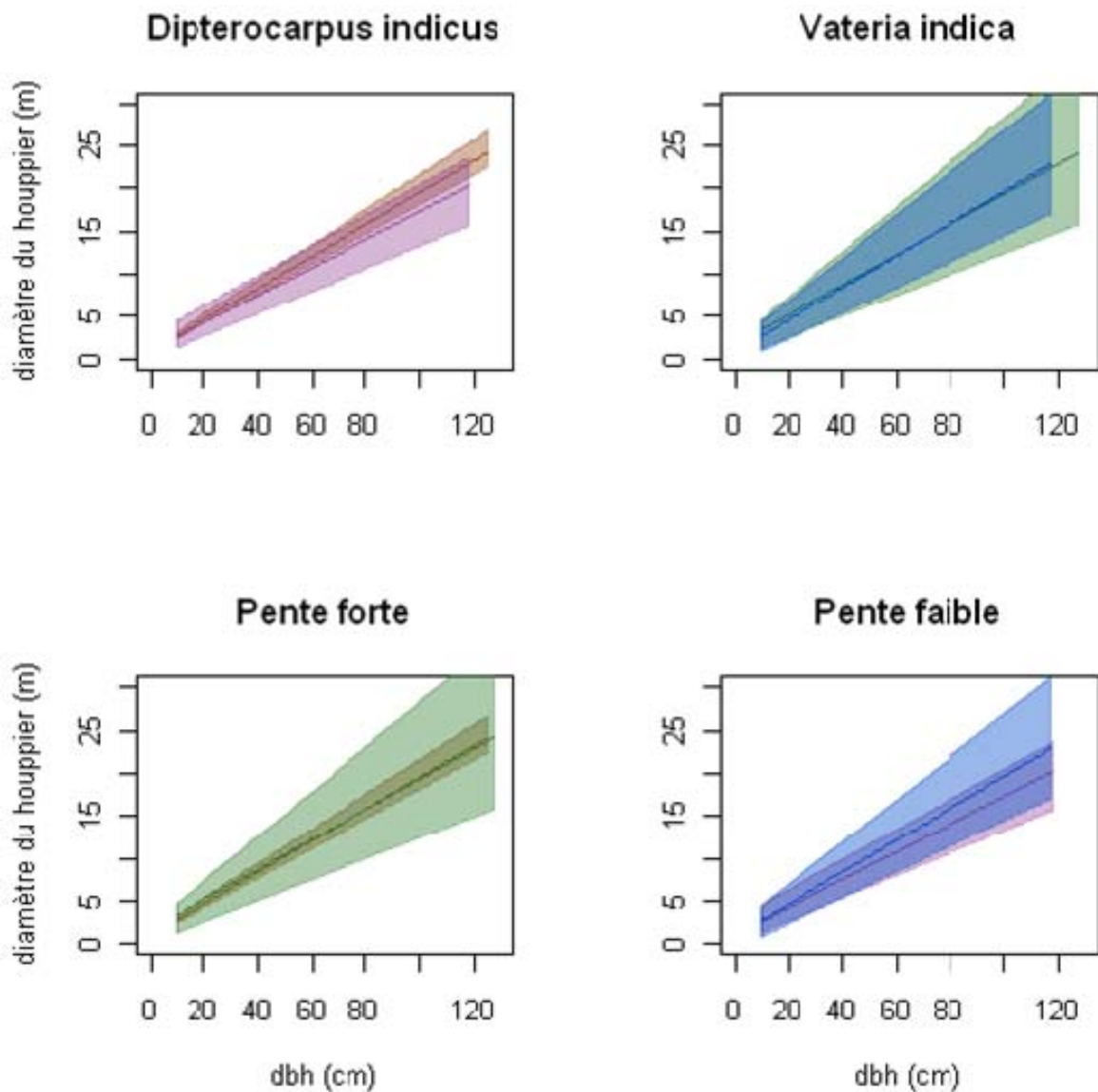


Figure 5-21. Comparaison des ajustements des enveloppes et de la moyenne pour *Dipterocarpus indicus* sur pente forte (beige) et pente faible (violet) et *Vateria indica* sur pente forte (vert) et pente faible (bleu).

Que ce soit sur pente forte ou sur pente faible, *V. indica* présente une amplitude de variation plus large que *D. indicus*, avec des moyennes semblables sur pente forte et une moyenne plus élevée sur pente faible.

Pour un dbh donné, *V. indica* peut atteindre des diamètres de houppier supérieurs à *D. indicus* sur les deux types de pente, et des diamètres de houppier inférieurs sur pente forte. Sur pente faible, le diamètre de houppier minimum est commun aux deux espèces.

Tableau 5-25. Résultats des ajustements sur pente forte et pente faible pour *Dipterocarpus indicus* et *Vateria indica*.

espèce	pente	courbe	quantile	estimations	
				a	b
<i>Dipterocarpus indicus</i>	forte	Enveloppe supérieure	0,70	1,24	0,20
		Enveloppe inférieure	0,29	0,76	0,17
		Médiane	0,50	0,47	0,20
		Moyenne	-	0,93	0,18
	faible	Enveloppe supérieure	0,90	2,80	0,17
		Enveloppe inférieure	0,10	0,08	0,13
		Médiane	0,50	0,92	0,16
		Moyenne	-	0,95	0,16
<i>Vateria indica</i>	forte	Enveloppe supérieure	0,95	2,08	0,26
		Enveloppe inférieure	0,05	0,08	0,12
		Médiane	0,50	1,08	0,20
		Moyenne	-	1,69	0,18
	faible	Enveloppe supérieure	0,97	1,89	0,25
		Enveloppe inférieure	0,03	-0,58	0,15
		Médiane	0,50	0,94	0,19
		Moyenne	-	0,90	0,19

5.3.3.3. Allométries profondeur du houppier – hauteur totale

Les quantiles sont déterminés en fonction des effectifs pour les ajustements des courbes enveloppes (Tableau 5-26).

Tableau 5-26. Nombre d'observations diamètre du houppier - dbh par espèce et par type de pente pour les individus de plus de 10cm de dbh et détermination des quantiles pour les ajustements des courbes enveloppes.

Espèce	Sur pente forte	quantiles	Sur pente faible	quantiles
<i>Dipterocarpus indicus</i>	70	0,14 - 0,86	104	0,10 - 0,90
<i>Vateria indica</i>	248	0,04 - 0,96	411	0,02 - 0,97

Les ajustements sont visuellement satisfaisants pour les quatre cas (Figure 5-22).

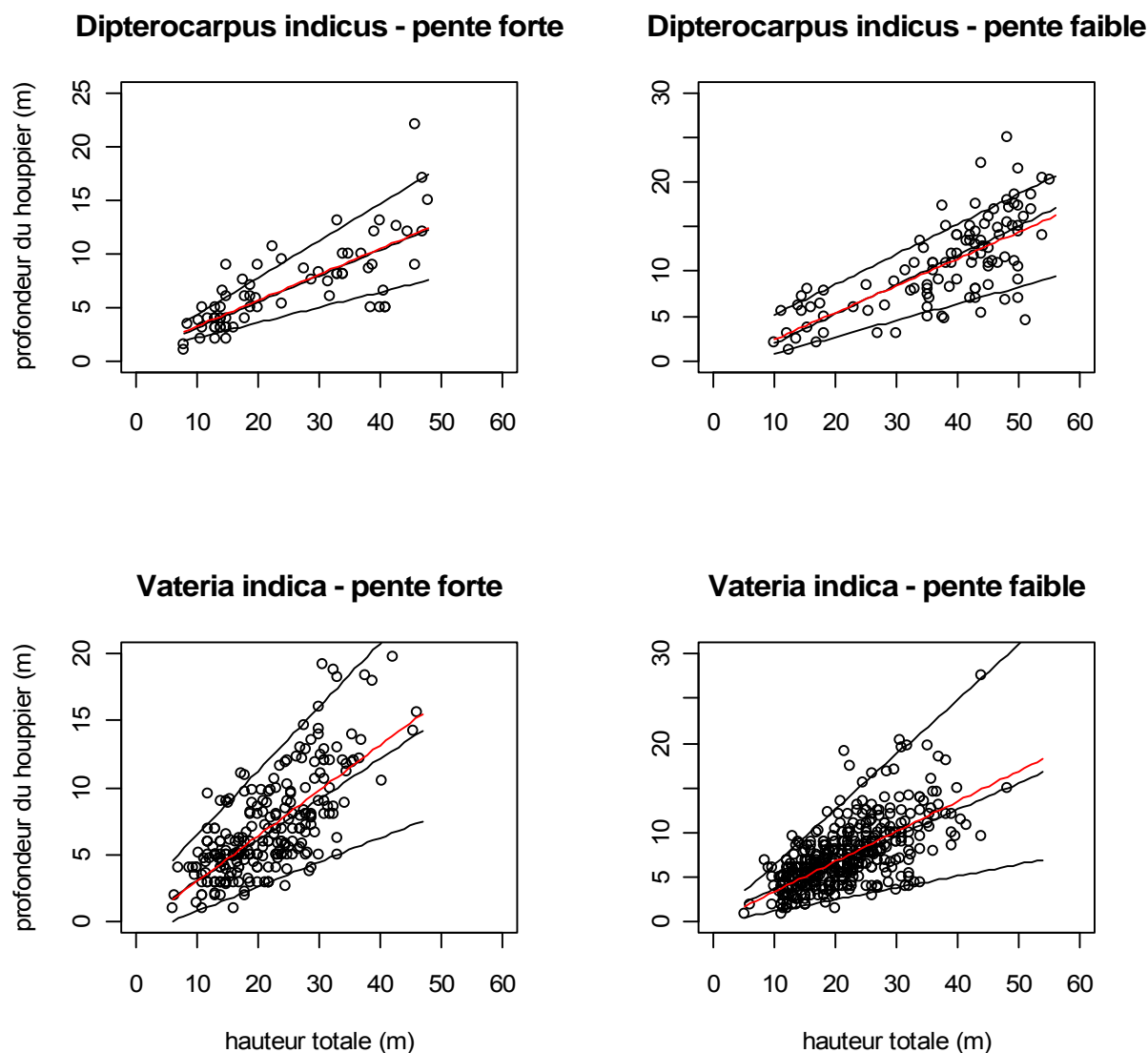


Figure 5-22. Ajustement d'une équation linéaire simple par régression par quantile pour les enveloppes et la médiane de l'allométrie profondeur du houppier – hauteur totale. Ajustement de la moyenne par régression linéaire (en rouge).

D. indicus présente une amplitude de variation équivalente sur pente faible et sur pente forte et *V. indica* présente une amplitude légèrement plus grande sur pente faible pour l'allométrie profondeur du houppier – hauteur totale (Figure 5-23, Tableau 5-27). Le type de pente n'a pas d'effet sur la courbe moyenne ajustée pour les deux espèces considérées.

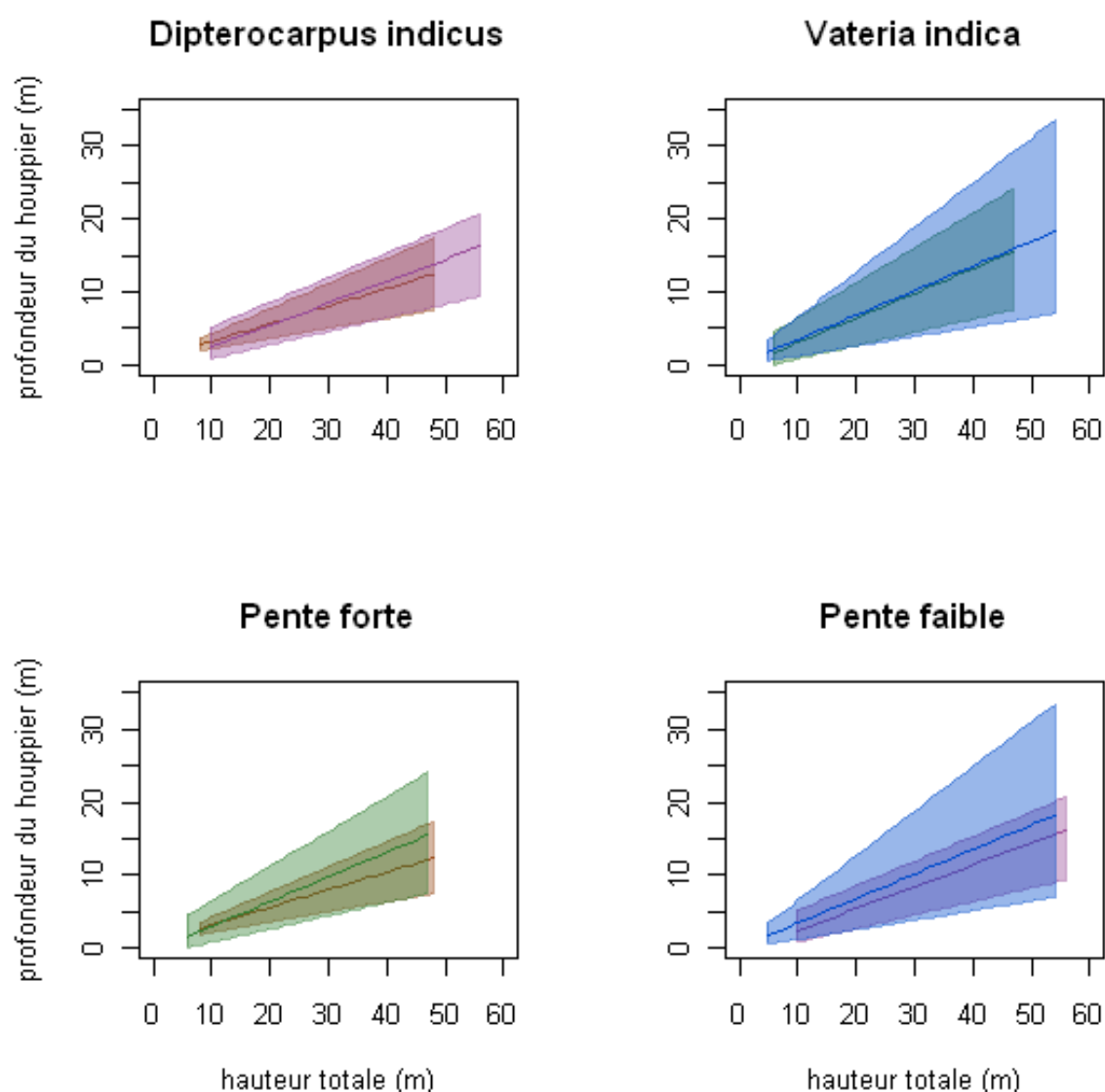


Figure 5-23. Comparaison des ajustements des enveloppes et de la moyenne pour *Dipterocarpus indicus* sur pente forte (beige) et pente faible (violet) et *Vateria indica* sur pente forte (vert) et pente faible (bleu).

Sur pente forte et sur pente faible, *V. indica* atteint des profondeurs de houppier plus élevées que *D. indicus* pour une hauteur totale donnée.

La profondeur de houppier minimum pour une hauteur totale donnée est semblable pour les deux espèces sur les deux types de pente.

Pour une hauteur totale donnée, *V. indica* a en moyenne une profondeur de houppier légèrement plus élevée que *D. indicus*, au moins pour les individus les plus grands, aussi bien sur pente forte que sur pente faible.

Tableau 5-27. Résultats des ajustements sur pente forte et pente faible pour *Dipterocarpus indicus* et *Vateria indica*.

espèce	pente	courbe	quantile	estimations	
				a	b
<i>Dipterocarpus indicus</i>	forte	Enveloppe supérieure	0,86	0,84	0,34
		Enveloppe inférieure	0,14	0,73	0,14
		Médiane	0,50	0,64	0,24
		Moyenne	-	0,81	0,24
	faible	Enveloppe supérieure	0,90	1,84	0,34
		Enveloppe inférieure	0,10	-1,00	0,18
		Médiane	0,50	-1,27	0,33
		Moyenne	-	-0,56	0,30
<i>Vateria indica</i>	forte	Enveloppe supérieure	0,96	1,70	0,48
		Enveloppe inférieure	0,04	-1,00	0,18
		Médiane	0,50	0,03	0,30
		Moyenne	-	-0,36	0,34
	faible	Enveloppe supérieure	0,97	0,43	0,61
		Enveloppe inférieure	0,02	-0,07	0,13
		Médiane	0,50	0,74	0,30
		Moyenne	-	0,10	0,33

5.3.3.4. Allométrie surface du houppier – dbh

Les quantiles sont déterminés en fonction des effectifs pour les ajustements des courbes enveloppes (Tableau 5-28).

Tableau 5-28. Nombre d'observations diamètre du houppier - dbh par espèce et par type de pente pour les individus de plus de 10cm de dbh et détermination des quantiles pour les ajustements des courbes enveloppes.

Espèce	Sur pente forte	quantiles	Sur pente faible	quantiles
<i>Dipterocarpus indicus</i>	33	0,30 - 0,70	92	0,11 - 0,89
<i>Vateria indica</i>	196	0,05 - 0,95	349	0,03 - 0,97

L'ajustement pour *D. indicus* sur pente forte est rendu très difficile par le faible nombre d'observations disponibles et leur distribution irrégulière (concentration dans les petits dbh). Pour les trois autres cas, l'ajustement des courbes enveloppes semble visuellement satisfaisant (Figure 5-24).

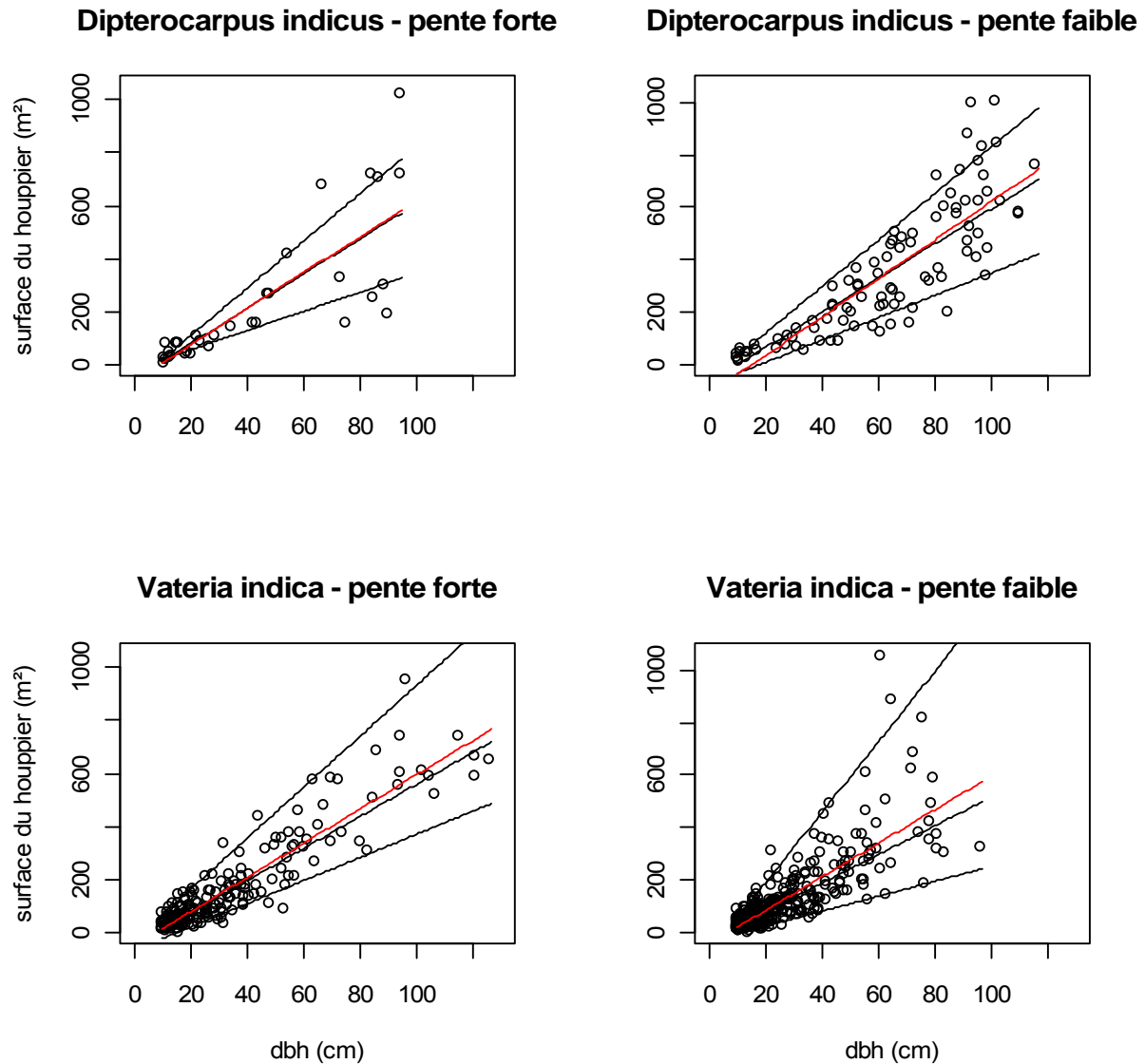


Figure 5-24. Ajustement d'une équation linéaire simple par régression par quantile pour les enveloppes et la médiane de l'allométrie profondeur du houppier – hauteur totale. Ajustement de la moyenne par régression linéaire (en rouge).

D. indicus présente une amplitude de variation équivalente sur pente faible et sur pente forte et une allométrie moyenne semblable sur les deux types de pente, alors que *V. indica* présente une amplitude de variation plus large sur pente faible que sur pente forte et une allométrie moyenne semblable sur les deux types de pente (Figure 5-25, Tableau 5-29).

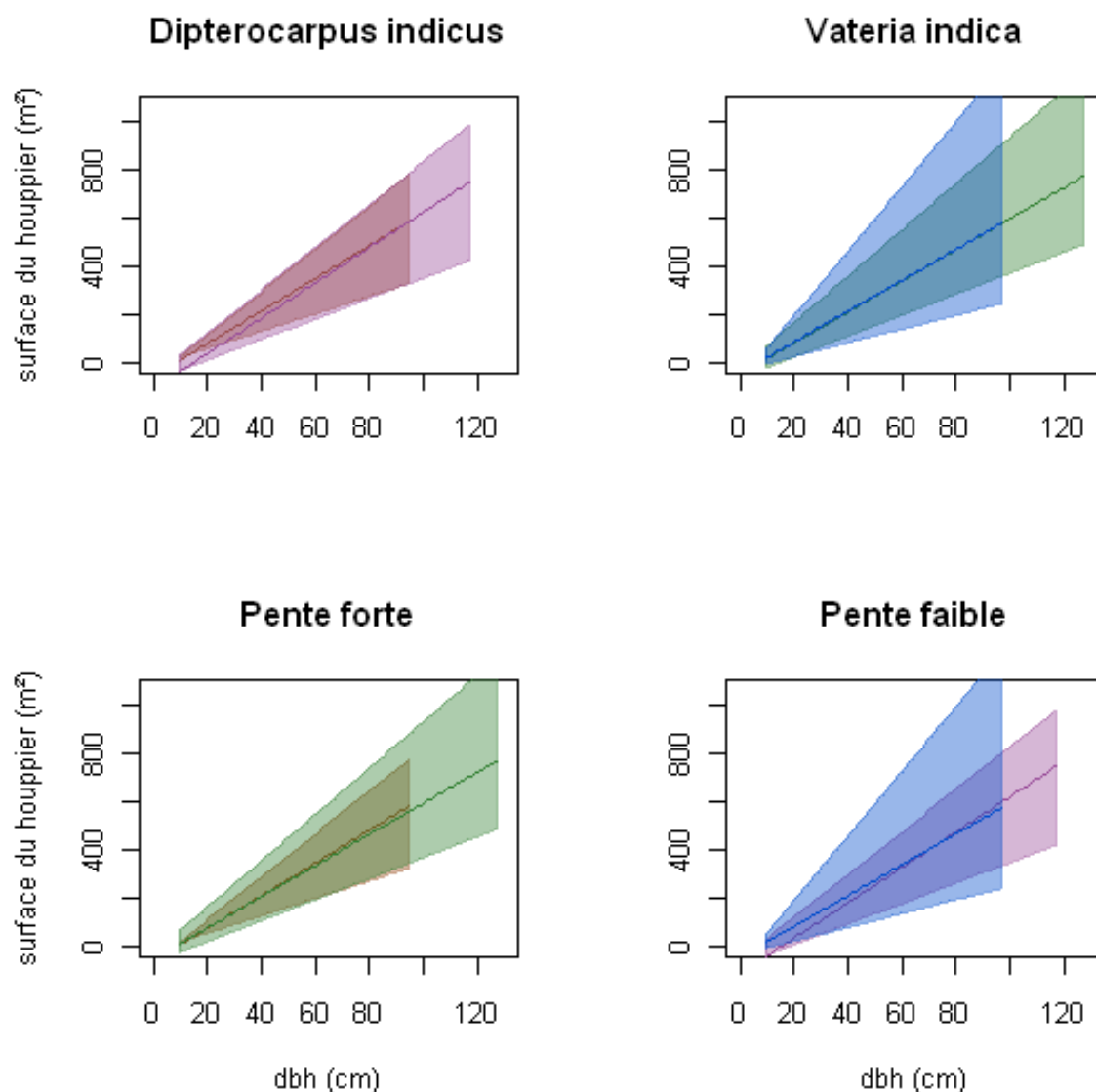


Figure 5-25. Comparaison des ajustements des enveloppes et de la moyenne pour *Dipterocarpus indicus* sur pente forte (beige) et pente faible (violet) et *Vateria indica* sur pente forte (vert) et pente faible (bleu).

Sur pente forte, *V. indica* atteint des surfaces de houppier légèrement plus élevées que *D. indicus* pour un dbh donné. Cependant, les courbes moyennes des deux espèces sont confondues sur pente forte.

De même, sur pente faible, *V. indica* atteint des surfaces de houppier légèrement plus élevées que *D. indicus* pour un dbh donné et les courbes moyennes des deux espèces sont confondues sur pente forte.

La courbe moyenne ajustée pour l'allométrie surface du houppier – dbh est équivalente dans les quatre cas, elle semble donc peu contrainte par le type de pente ou par l'espèce.

Tableau 5-29. Résultats des ajustements sur pente forte et pente faible pour *Dipterocarpus indicus* et *Vateria indica*.

espèce	pente	courbe	quantile	estimations	
				a	b
<i>Dipterocarpus indicus</i>	forte	Enveloppe supérieure	0,70	-66,51	8,89
		Enveloppe inférieure	0,30	-13,61	3,59
		Médiane	0,50	-50,04	6,55
		Moyenne	-	-57,65	6,76
	faible	Enveloppe supérieure	0,89	-55,27	8,83
		Enveloppe inférieure	0,11	-74,34	4,24
		Médiane	0,50	-63,74	6,56
		Moyenne	-	-109,70	7,31
<i>Vateria indica</i>	forte	Enveloppe supérieure	0,95	-27,05	9,57
		Enveloppe inférieure	0,05	-65,08	4,35
		Médiane	0,50	-44,33	6,02
		Moyenne	-	-49,62	6,44
	faible	Enveloppe supérieure	0,97	-76,51	13,36
		Enveloppe inférieure	0,03	-31,59	2,84
		Médiane	0,50	-29,82	5,45
		Moyenne	-	-42,46	6,37

5.4. Discussion

5.4.1. Comparaison des quatre espèces principales

5.4.1.1. Allométrie hauteur totale – dbh

En ce qui concerne l'allométrie hauteur totale – dbh, les courbes médianes montrent des différences morphologiques entre les quatre espèces étudiées avec un gradient d'élancement du tronc qui suit celui de la position des espèces dans la stratification verticale, du sous-bois à l'émergence : pour un dbh donné, *H. brunonis* est plus trapu que *K. attenuata* qui est plus trapu que *V. indica*, qui est moins élancé que *D. indicus*. Ceci confirme l'hypothèse d'un investissement préférentiel de l'énergie dans la croissance en hauteur pour les espèces occupant, à l'âge adulte, une strate élevée dans le peuplement (King 1990, 1996, Yamada et al. 2005).

Cependant, l'utilisation de la régression par quantile pour la détermination des courbes enveloppes des allométries met en évidence des similitudes entre ces espèces, notamment pour les deux Dipterocarpaceae. Cette méthode permet de prendre en compte la variabilité intra-spécifique et de déterminer les frontières de l'ensemble des situations observées plutôt que de travailler sur une relation moyenne, qui est une abstraction et ne correspond pas forcément à une situation réalisée. Chaque arbre observé vivant à un instant t , qu'il soit proche ou éloigné de l'arbre « moyen » de sa population, représente en effet une trajectoire « gagnante » à cet instant t , au sens que l'individu a survécu jusque-là. La variabilité des trajectoires possibles au sein d'une population peut participer à son maintien dans le peuplement, il est donc important de la prendre en considération.

Les deux Dipterocarpaceae ont la même hauteur maximum potentielle (l'asymptote de la courbe enveloppe supérieure est définie par $H_{\max} \approx 55$ m pour les deux espèces). Cependant, les courbes médianes présentent des différences marquées (Figure 5-8, $H_{\max} \approx 44$ m pour *D. indicus* et $H_{\max} \approx 36$ m pour *V. indica*). D'autre part, pour *D. indicus*, les individus de gros diamètre sont tous situés au-dessus de la courbe enveloppe supérieure et ceux de petit diamètre en dessous de la courbe enveloppe inférieure. Enfin, pour *D. indicus*, plus le dbh est élevé, plus la courbe moyenne est proche de la courbe enveloppe supérieure (Figure 5-4) ; alors que pour *V. indica*, la courbe moyenne reste à équidistance des deux courbes enveloppes (Figure 5-5).

Ces résultats peuvent être interprétés comme un plus grand succès des individus les plus hauts dans la canopée (ou le reflet d'une nécessité de venir occuper la plus haute partie de la canopée) chez les *D. indicus* adultes alors que *V. indica* peut s'installer et se maintenir à plusieurs niveaux dans la canopée.

Chez *D. indicus*, les arbres les plus trapus pourraient survivre en sous-bois, mais pas au-delà d'un certain stade. La hauteur à laquelle est observée ce changement sur la Figure 5-4 correspond à la hauteur de métamorphose de cette espèce d'après Durand (1999), cela pourrait donc correspondre à un changement de stratégie de croissance au moment de la métamorphose. Cependant, on ne peut écarter comme interprétation alternative un effet des traumatismes subis par les individus en sous-bois (chutes de branches), qui peut conduire à une morphologie plus trapue tant que l'arbre n'a pas atteint la canopée.

Si on considère les résultats des ajustements d'une fonction de type puissance, ils sont proches des prédictions de la théorie WBE (West et al. 1999, Enquist 2002, Enquist et al. 2009) - selon laquelle $b=2/3$ pour l'allométrie $H = a \cdot dbh^b$, pour *D. indicus* ($b=0,63$) mais plus éloignés pour *V. indica* ($b=0,53$), *K. attenuata* ($b=0,72$) et *H. brunonis* ($b=0,53$). Cependant,

cette fonction semble mal adaptée pour décrire les observations à Uppangala, en particulier pour les espèces de canopée. Le meilleur ajustement avec une équation de type Weibull, qui, elle, comporte une asymptote, confirme les résultats de Thomas (1996a), Temesgen et Gadow (2004) et Yamada et al. (2005). D'autre part, ils confirment également certaines hypothèses de Muller-Landau et al. (2006) proposées comme alternatives à la théorie allométrique WBE. L'existence d'une asymptote sur la hauteur confirme l'importance de la prise en compte de la disponibilité des ressources, car elle correspond d'après Muller-Landau et al. (2006) à un changement dans la relation entre la lumière disponible et la hauteur, lorsque l'arbre dépasse la strate du sous-bois pour atteindre la canopée. Le modèle de Weibull permet de prendre en compte le changement de stratégie de croissance (au sens du passage d'une allocation préférentielle de l'énergie à la croissance en hauteur à une allocation préférentielle à l'extension latérale du houppier) lié à l'atteinte de leur strate d'établissement pour les espèces de canopée. Ce changement observé dans l'allométrie hauteur totale – dbh reflète la notion d'effet de libération décrite par Cusset (1980).

D'après Oldeman (1972), la plupart des arbres forestiers passent par une alternance de phases de vigueur et de stagnation temporaire avant la sénescence. Lorsque la lumière n'est pas suffisante, l'arbre connaît une phase de stagnation de la croissance et celle-ci reprend quand l'éclairement s'améliore. Le seuil d'irradiation pour lequel ce frein est entièrement levé diffère entre espèces, ce qui explique en partie l'existence d'ensembles structuraux à plusieurs niveaux de hauteur. L'organisation verticale du peuplement d'Uppangala et les allométries hauteur totale – diamètre ajustées sur les espèces principales représentant les quatre strates du peuplement reflètent bien cette notion d'ensembles structuraux.

Quand la cime d'un arbre d'avenir atteint un ensemble structural elle accède à un niveau d'éclairement supérieur ce qui conduit à une phase de croissance rapide. Puis l'expansion d'un arbre qui s'installe dans son ensemble structural fini par diminuer même si l'éclairement n'est pas restrictif (notion de sécheresse endogène de la cime ; Oldeman 1972). Un arbre a donc plusieurs trajectoires possibles, passant par diverses phases de stagnation dans un ensemble structural et sous l'ensemble structural suivant (limite qui représente temporairement un obstacle à franchir), avant son établissement dans son ensemble structural optimal et son maintien jusqu'à la sénescence.

Les conclusions de la présente étude quant à la variabilité intra-spécifique des relations allométriques vont dans le sens d'une interaction entre un potentiel spécifique et des facteurs externes (ici la lumière) pour le contrôle de la morphologie des arbres au niveau individuel.

Pour Oldeman (1972), la stratification forestière joue un rôle fondamental, bien que la réalisation parfaite de l'architecture forestière stratifiée soit rare (profusion des zones de reconstitution ou d'imbrication forestière). Mais d'après Rollet (1969), les forêts sempervirentes arrivées au stade climacique devraient plutôt présenter une structure équilibrée, homogène et sans stratification. Aiba et Kohyama (1996) soulignent le rôle de la stratification verticale pour expliquer la coexistence des espèces. A Uppangala, on observe une stratification marquée des ensembles d'espèces (émergentes, espèces de canopée, de sous-canopée et de sous-bois) déjà décrite par Pascal (1984) et Pélissier (1995).

D'après Rich et al. (1986) les différences d'allométrie entre hauteur et diamètre du tronc indiquent des différences de propriétés mécaniques des tissus du tronc, des différences de marge de sécurité contre la chute et/ou des différences de poids de la couronne. Ces hypothèses n'ont pas été testées à Uppangala.

La croissance en hauteur apporte des bénéfices potentiels (position favorable du feuillage pour la photosynthèse, ombrage des voisins en compétition, position favorable des organes de reproduction et de dispersion...) mais elle nécessite la mise en place de tissus dédiés au

support mécanique (Wilson and Archer 1979) qui ont un coût. Des ressources limitées doivent être allouées à une fonction qui n'est pas directement productive (Givnish 1986).

5.4.1.2. Allométries des dimensions du houppier

Au contraire de l'allométrie hauteur totale – dbh, les allométries diamètre du houppier – dbh, profondeur du houppier – hauteur totale et surface de couronne – dbh semblent bien décrites par un modèle sans asymptote, les modèles linéaires et de type puissance paraissent tous deux bien adaptés. Ceci est conforme aux résultats de l'étude Muller-Landau et al. (2006) à Barro Colorado qui présentent un ajustement satisfaisant de la fonction puissance pour la prédiction de la surface de la couronne par le diamètre et ne détectent pas d'asymptote.

Si on considère les petits diamètres, pour un dbh donné, les espèces de sous-bois et de sous-canopée ont en moyenne un diamètre de couronne plus élevé que les espèces émergentes et de canopée. De plus, les courbes enveloppes supérieure et inférieure des espèces de sous-bois et de sous-canopée sont également au-dessus des courbes enveloppes supérieure et inférieure des espèces émergentes et de canopée. Ceci confirme la théorie selon laquelle la morphologie d'un arbre est corrélée à la strate qu'il occupe à l'âge adulte dans le peuplement et en particulier l'investissement préférentiel de l'énergie dans l'extension latérale du houppier pour les espèces occupant une strate peu élevée dans le peuplement à l'âge adulte (King 1990, 1996, Yamada et al. 2005). L'expansion du système foliaire constitue une adaptation de l'écran intercepteur au niveau d'éclairement (Oldeman 1972).

D'autre part, cela va dans le sens des observations de Durand (Durand 1997, 1999) selon lesquelles *V. indica* et *K. attenuata* présentent des stratégies de croissance différentes en ce qui concerne l'édification du tronc, l'extension de la couronne par répétition et la réaction aux conditions lumineuses : *K. attenuata* renforce sa structure dès les plus jeunes stades avant d'atteindre la canopée alors que *V. indica* ne s'épanouit qu'une fois la canopée atteinte.

La courbe médiane de *V. indica* tend à devenir supérieure à celle de *D. indicus* pour les arbres de gros diamètre et la courbe enveloppe supérieure de *V. indica* est toujours au-dessus de celle de *D. indicus*, ce qui indique un plus fort investissement de *V. indica* dans l'extension latérale du houppier. Par contre, leurs courbes enveloppes inférieures sont confondues, donc a priori *V. indica* serait capable de survivre avec un houppier relativement plus contraint (i.e. d'extension plus faible comparé à celle du houppier non contraint) que ne l'est *D. indicus*.

Pour l'allométrie profondeur du houppier – hauteur totale, la hiérarchie entre les quatre espèces étudiées est beaucoup moins claire. La profondeur du houppier est sans doute gouvernée par d'autres facteurs que l'allocation préférentielle de l'énergie à la croissance des différentes parties de l'arbre. La profondeur du houppier est estimée à partir de la hauteur de la première branche vivante et celle-ci dépend probablement des conditions lumineuses locales (provoquant l'élagage en cas de trop faible éclaircissement).

La courbe médiane de *V. indica* tend à devenir légèrement supérieure à celle de *D. indicus* pour les arbres de gros diamètre et la courbe enveloppe supérieure de *V. indica* est toujours au-dessus de celle de *D. indicus*, ce qui indique un plus fort investissement de *V. indica* dans le maintien des premières branches du houppier pour une hauteur donnée, donc peut-être des exigences moindres en termes d'éclaircissement local. Par contre, leurs courbes enveloppes inférieures sont confondues, donc a priori *V. indica* est capable de survivre avec un houppier moins profond, relativement à la profondeur maximale observée pour chacune des espèces.

L'ajustement linéaire de l'allométrie surface du houppier – dbh sur les quatre espèces conduit à un résultat très intéressant : les quatre espèces ont une valeur médiane de la surface du houppier équivalente pour un diamètre du tronc donné. La surface médiane du houppier pour

un dbh donné est donc la même pour toutes les espèces considérées. Etant donné les différences relevées pour les allométries diamètre du houppier – dbh et surtout celles concernant profondeur du houppier – hauteur totale, il y a donc vraisemblablement un phénomène de compensation entre l’extension latérale du houppier et son extension verticale par le maintien des branches basses qui permettrait de maintenir une surface moyenne constante pour un dbh donné. Ce résultat tend à confirmer l’hypothèse d’une relation stable entre surface assimilatrice et surface conductrice, qui est un des postulats fondamentaux de la théorie WBE (West et al. 1999, Enquist 2002, West et al. 2009). Mais on note quand même un effet de l’espèce sur la morphologie du houppier puisque les allométries dbh – diamètre du houppier et hauteur totale – profondeur du houppier diffèrent suivant les espèces.

Cependant, dans une étude menée en Indonésie, Vincent (comm. pers.) observe une grande stabilité de l’allométrie dbh – surface du houppier au sein d’une espèce, même lorsque l’on compare des milieux très différents en termes d’ouverture, mais des différences importantes entre espèces, ce qui contredit les résultats de la présente étude.

D’autre part, les chiffres obtenus par Muller-Landau et al. (2006) pour l’ajustement par une équation de type puissance de l’allométrie dbh – surface du houppier (exposant moyen de 1,36 ; variant de 1,19 pour les gros arbres à 1,39 pour les petits) sont très proches des valeurs trouvées dans notre étude pour la courbe médiane de trois des quatre espèces principales (la seule exception étant *H. brunonis*) avec une relation puissance (de 1,28 à 1,36). Ces valeurs ne sont pas éloignées de la valeur de 4/3 prédite par la théorie WBE comme exposant de la loi de puissance donnant la surface du houppier en fonction du diamètre (West et al. 2009).

On peut cependant noter que la méthode de calcul différente de la surface du houppier utilisée par Muller-Landau et al. (2006), correspondant à une surface horizontale projetée, devrait induire des distorsions dans les valeurs d’exposant obtenues, ce qui impose d’être prudent dans l’interprétation de la similitude observées des exposants.

L’ajustement des courbes enveloppes met en évidence la grande variabilité inter-individuelle de l’allométrie surface de couronne – dbh, comparée à la variabilité inter-spécifique. Seule la courbe enveloppe supérieure de *V. indica* se distingue nettement des autres, lui conférant une plus large gamme de variabilité et notamment la possibilité de supporter une surface assimilatrice plus développée pour un diamètre donné. *D. indicus*, *K. attenuata* et *H. brunonis* présentent la même gamme de variabilité pour cette allométrie.

Là aussi des facteurs de résistance mécaniques interviennent. D’après Horn (1971), l’enveloppe de la couronne représente un compromis entre les bénéfices de l’extension en termes d’interception lumineuse et le coût du support par le tronc, ce qui explique sans doute en partie les limites représentées par les courbes enveloppes pour les allométries liant les dimensions du houppier au diamètre du tronc.

5.4.1.3. Conclusions

Si on considère les allométries moyennes des quatre espèces, on observe des différences interspécifiques pour les allométries hauteur totale – dbh, diamètre du houppier – dbh et profondeur du houppier – dbh ; ce qui confirme les études précédentes (King 1990, O’Brien et al. 1995, King 1996, Alves and Santos 2002, Kohyama et al. 2003). Cependant, les quatre espèces présentent une allométrie moyenne semblable pour la relation surface du houppier – dbh. Pour les allométries hauteur totale – dbh et diamètre de couronne – dbh, les résultats confirment les observations de King (1990, 1996), selon lesquelles les différences entre espèces sont liées à la stature atteignable par l’arbre adulte. Le plus grand élancement des espèces de canopée et émergentes peut s’expliquer par la nécessité d’atteindre, aussi vite que possible, un niveau de lumière plus élevé. Mais le tronc plus trapu des espèces de sous-bois et de sous-canopée peut aussi être vu comme une adaptation leur permettant de mieux résister

aux chutes de branches et à la charge supérieure due à leur houppier plus développé latéralement (Alves and Santos 2002).

Les ajustements de l'allométrie hauteur totale – dbh mettent également en évidence un changement de la morphologie lié à un changement de l'allocation de la croissance au cours de l'ontogénie. Les jeunes arbres allouent plus de ressources dans la croissance en hauteur pour accéder à l'environnement lumineux adéquat. Les arbres adultes allouent plus de ressources à l'extension horizontale de la couronne et la croissance en diamètre du tronc pour améliorer l'interception de la lumière et leur stabilité. D'après King (1996), les relations allométriques dépendent aussi de la niche de régénération de l'espèce (couronne plus large pour les espèces associées aux trouées) et de la longévité (plus grande stabilité de milieu pour les espèces longévives), ce qui n'est pas étudié ici. Ces observations vont dans le sens d'un effet déterminant de la lumière sur l'allocation de la croissance, comme observé par Parent et Messier (1995).

On note par ailleurs l'importance de la variabilité intra-spécifique chez les quatre espèces étudiées, qui conduit à des potentialités proches entre les différentes espèces si on considère l'ensemble des situations réalisées et non seulement la situation moyenne ou médiane. Or, d'après Vieilledent (2009), si les différences entre espèces dans la taille et la forme des houppiers sont déterminantes pour les stratégies d'interception de la lumière et les dynamiques de succession, la variabilité intra-spécifique due à la plasticité morphologique des espèces est tout aussi déterminante. Vieilledent (2009) démontre en utilisant un modèle tridimensionnel de transmission de la lumière que la variabilité individuelle a un impact fort sur l'interception de la ressource lumineuse en forêt et qu'en modulant les différences d'interception lumineuse entre espèces, elle participe à leur coexistence en début de succession.

On remarque également que, dans les classes de diamètre où elles sont représentées, les espèces de sous-bois (*H. brunonis*) et de sous-canopée (*K. attenuata*) présentent une variabilité au moins aussi élevée que l'espèce émergente (*D. indicus*); ce qui contredit l'hypothèse selon laquelle les espèces de canopée et émergentes seraient plus flexibles pour l'allocation des ressources à la croissance.

V. indica, qui présente pour chaque relation allométrique étudiée les gammes de variabilité les plus élevées, semble être une espèce morphologiquement plus plastique que les autres espèces étudiées. Elle est en particulier plus variable que *D. indicus*, ce qui explique sans doute son succès dans le peuplement (en termes de proportion des individus et de surface terrière). En effet, la plasticité morphologique des couronnes est une caractéristique importante des espèces de canopée pour survivre sous une canopée fermée et dépasser les voisins (King 1996, Alves and Santos 2002). D'après O'Connell et Kelty (1994 cités par Parent et Messier 1995), les espèces tolérantes à l'ombre posséderaient une forte plasticité morphologique en relation avec le gradient de lumière.

5.4.2. Comparaison des relations allométriques selon la pente du terrain pour *Dipterocarpus indicus* et *Vateria indica*

5.4.2.1. Allométrie hauteur totale – dbh

Que ce soit sur pente forte ou sur pente faible, la fonction de type Weibull reste bien adaptée aux deux *Dipterocarpaceae* pour décrire l'allométrie hauteur totale – dbh, ce qui confirme les hypothèses de Muller-Landau et al. (2006) sur l'existence d'une asymptote pour la croissance en hauteur.

D'après les ajustements obtenus, l'hypothèse simplificatrice des enveloppes affines semble montrer ses limites lorsque les classes de pente sont distinguées, probablement à cause du déséquilibre du nombre d'individus entre petites et grandes classes et d'un nombre d'individus trop faible, dans les grandes classes de dbh. Ceci est particulièrement marqué pour *D. indicus*, espèce pour laquelle les individus de petit diamètre (dbh < 40 cm) sont majoritairement situés entre la courbe enveloppe inférieure et la courbe médiane alors que les individus de plus gros diamètre (dbh > 40 cm) sont majoritairement situés entre la courbe médiane et la courbe enveloppe supérieure. Cela peut aussi refléter un changement de stratégie de *D. indicus* au cours de l'ontogénie, avec une croissance en hauteur plus rapide que supposée par le modèle par rapport au diamètre au-delà de 40 cm de dbh et, au contraire, une croissance en hauteur plus lente par rapport au diamètre en dessous de 40 cm de dbh.

Les ajustements effectués avec les mesures de 2007-2008 confirment les résultats antérieurs obtenus par Robert (2001) suivant lesquels, pour une espèce donnée, les arbres sont en moyenne plus élancés sur pente faible que sur pente forte, au moins pour les arbres de gros diamètre (dès 10 cm de dbh pour *D. indicus* mais seulement à partir de 40 cm de dbh pour *V. indica*). Ils complètent également ces résultats antérieurs en mettant en évidence la forte variabilité intra-spécifique de la relation hauteur totale – dbh (surtout pour *V. indica*, espèce pour laquelle les données sont suffisamment nombreuses) et donc le large éventail de trajectoires allométriques possibles autour de la médiane, aussi bien sur pente forte que sur pente faible.

Ces résultats ne permettent cependant pas de conclure sur les effets supposés de l'intensité de la pente sur un meilleur accès à la lumière ou sur la nécessité d'adaptations aux contraintes mécaniques. En effet, d'après Pélissier (1995), un accès plus rapide à la lumière sur forte pente (dû à l'étagement des couronnes) serait susceptible d'abaisser le point de libération des espèces permettant aux adultes de s'installer à un niveau inférieur en situation plus ouverte. Cependant, les différences morphologiques observées entre les individus situés sur des pentes variables peuvent aussi être dues à une adaptation mécanique. Robert observe une intensité moyenne de l'asymétrie des houppiers plus élevée sur fortes pentes qu'en pente faible, en réponse à la plus forte hétérogénéité de la ressource lumineuse sur forte pente. Or, l'asymétrie des houppiers diminue la stabilité des arbres (Young and Hubbell 1991), donc la croissance en diamètre plus élevée sur les fortes pentes pourrait être liée à la mise en place de tissus spécifiques pour compenser le déséquilibre créé.

5.4.2.2. Allométries des dimensions du houppier

Les deux Dipterocarpaceae ne semblent pas présenter de ralentissement de croissance des différentes dimensions du houppier, bien qu'il soit difficile de conclure pour *D. indicus* sur forte pente étant donné le faible nombre d'observations et leur distribution. Cette espèce présente d'ailleurs une distribution diamétrique très particulière (Pélissier 1995) avec une forte décroissance du nombre d'individus après 20 cm de dbh, une distribution relativement aplatie pour les classes de dbh supérieures à 20 cm et même un creux dans les classes intermédiaires (autour de 50 cm de dbh).

Les résultats obtenus pour *V. indica* contredisent ceux obtenus par Robert (2001) qui prédisait un diamètre de houppier moyen plus élevé pour un dbh donné sur forte pente. Cette espèce ne semble pas non plus sensible à la pente pour les allométries profondeur du houppier – hauteur totale et surface du houppier – dbh.

Que ce soit sur pente forte ou sur pente faible, les deux espèces étudiées ici diffèrent peu dans les dimensions moyennes du houppier (diamètre et profondeur) et on retrouve la constance de la relation surface du houppier – dbh quelque soit la situation considérée.

La pente semble donc avoir un effet sur l'allocation de biomasse à la croissance en hauteur du tronc, dans le sens d'une allocation réduite sur plus forte pente, mais peu d'effet sur la morphologie du houppier pour les deux espèces considérées.

6. Discussion générale

Les chapitres précédents ont permis d'explorer sous plusieurs angles la croissance des arbres dans une forêt dense humide sempervirente des Ghâts occidentaux de l'Inde.

Une analyse préliminaire des paramètres démographiques (mortalité, recrutement) et de la croissance radiale annuelle moyenne à l'échelle du peuplement nous a permis de dresser un bilan démographique qui nous renseigne sur l'évolution de la surface terrière à l'échelle du peuplement. Si on suppose une bonne corrélation entre surface terrière et biomasse (Phillips et al. 1998), les résultats obtenus nous permettent de conclure à une accumulation de biomasse dans la forêt naturelle d'Uppangala au cours de la période de suivi (+0,62% d'accroissement annuel de la surface terrière entre 1990 et 2007). Cependant, cette accumulation serait en phase de décélération marquée, due à la fois à la diminution de la croissance radiale au cours du temps (divisée par deux en 18 années de suivi), à la diminution significative du recrutement et à la légère augmentation de la mortalité. Ces résultats rejoignent les observations de Feeley et al. (2007) qui concluent à une décélération de la croissance des arbres à Barro Colorado Island (Panama) et Pasoh (Malaisie) ces dernières années. Cette tendance à la décélération impose une certaine prudence quant à la dynamique à moyen et long terme des forêts tropicales et plus particulièrement de celle d'Uppangala : la variabilité inter-annuelle semble forte, alors que le recul des observations est encore limité.

Au niveau de l'espèce, des différences significatives sont observées entre les taux de mortalité et de recrutement spécifiques et la moyenne du peuplement et entre les différentes espèces. On observe une tendance à la diminution des paramètres démographiques (mortalité et recrutement) avec l'augmentation de la hauteur de la strate de prédilection de l'espèce. Si on extrapole la durée de vie moyenne des espèces à partir des résultats obtenus pour la mortalité, ces résultats mettent en évidence une plus grande longévité de l'espèce émergente (*Dipterocarpus indicus*), une durée de vie intermédiaire des espèces de canopée et de sous-canopée (*Vateria indica*, *Knema attenuata* et *Myristica dactyloides*), et une moins grande longévité de l'espèce de sous-bois (*Humboldtia brunonis*). On observe la même hiérarchisation pour le recrutement avec un flux de recrutés plus lent pour les espèces de haute stature que pour ceux de la sous-canopée ou du sous-bois ; excepté pour *Myristica dactyloides* qui présente un taux de recrutement à 10 cm de dbh particulièrement faible. Ce résultat pourrait être expliqué par l'exploitation de ses fruits avant la mise sous réserve de la parcelle, leur arille étant traditionnellement utilisée pour la fabrication de teinture (Pélissier 1995). Seul *Humboldtia brunonis* présente un taux de mortalité supérieur (mais non significativement différent) de la moyenne du peuplement et un taux de recrutement significativement supérieur à la moyenne du peuplement. Les autres espèces principales considérées ont donc une dynamique relativement « lente » par rapport à l'ensemble du peuplement dont elles sont pourtant les espèces structurantes.

La croissance a ensuite été abordée à l'échelle de l'espèce (pour les espèces principales du dispositif de suivi) ou de l'individu, avec des approches variées basées sur l'étude de séries longitudinales de croissance radiale, de la croissance radiale annuelle moyenne, de la croissance radiale moyenne en fonction de la taille (dbh), de la croissance radiale potentielle en fonction de la taille (dbh) ou des allocations de la biomasse produite pour la croissance entre les différentes parties de la plante (à travers les relations allométriques entre les différentes dimensions de l'arbre).

Ces différentes approches sont complémentaires pour caractériser la croissance des arbres en forêt tropicale humide d'un point de vue tridimensionnel ; croissance qui conditionne leur succès dans la compétition pour l'occupation de l'espace tridimensionnel et pour l'accès aux ressources (en particulier la lumière, considérée comme la ressource la plus limitante en forêt tropicale humide) ; et donc leur survie et leur reproduction. Nous considérons donc que les modalités spécifiques de la croissance constituent une dimension de la stratégie écologique (sensu Westoby 1998 : ensemble des adaptations spécifiques qui permettent le maintien d'une espèce dans une communauté).

Les résultats obtenus nous amènent maintenant à essayer de caractériser les stratégies de croissance des espèces étudiées.

Nous avons défini comme « stratégie de croissance » l'allocation préférentielle des ressources à la croissance en diamètre ou en hauteur du tronc et/ou à l'extension latérale ou verticale du houppier. D'autre part, nous avons défini comme 'trajectoire de développement' d'une espèce la séquence des stratégies de croissance en fonction des stades de développement et la variabilité de ces stratégies ('plasticité') en réponse à la diversité des conditions environnementales locales rencontrées à un stade donné.

Chacune des espèces choisies est caractérisée par sa strate de prédilection : le sous-bois pour *Humboldtia brunonis*, la sous-canopée pour *Myristica dactyloides* et *Knema attenuata*, la canopée pour *Vateria indica* et la strate émergente pour *Dipterocarpus indicus*.

Les résultats concernant la croissance annuelle moyenne, ainsi que les croissances moyenne et potentielle en fonction de la taille mettent en évidence la même hiérarchisation de la croissance entre ces espèces : la vitesse moyenne de croissance est fonction de la hauteur de la strate occupée par l'espèce. *Dipterocarpus indicus* et *Vateria indica* présentent une croissance annuelle moyenne du même ordre de grandeur et supérieure à celle du peuplement. *Myristica dactyloides* et *Knema attenuata* présentent une croissance annuelle moyenne proche de celle du peuplement et *Humboldtia brunonis* présente une croissance annuelle moyenne très inférieure à celle du peuplement.

En ce qui concerne la croissance potentielle en fonction du dbh, la seule variation notable est la croissance nettement supérieure de *Vateria indica* par rapport à *Dipterocarpus indicus* ; alors que leurs croissances moyennes en fonction du dbh diffèrent peu. On peut en déduire que *Vateria indica* présente, pour la croissance radiale, une gamme de réponse à l'environnement local plus large que *Dipterocarpus indicus*.

Les résultats concernant les allométries confirment les théories selon lesquelles la morphologie d'un arbre est liée à sa strate d'installation (King 1990, 1996, Yamada et al. 2005). La stratégie de croissance d'une espèce peut évoluer au cours de l'ontogénie (Clark and Clark 1992, Dalling et al. 2001, Yamada et al. 2005) et en fonction des conditions locales (Bloor and Grubb 2004). Dans les jeunes stades, les espèces émergentes et de canopée sont plus élancées et investissent donc préférentiellement dans la croissance verticale du tronc. Théoriquement, cette croissance en hauteur leur apporte des bénéfices potentiels, comme aussi soulignés par Wilson et Archer (1979), tels qu'une position favorable du feuillage pour la photosynthèse, un ombrage des voisins en compétition, une position favorable des organes de reproduction et de dispersion. Cette stratégie de croissance est donc basée sur un investissement productif à long-terme au détriment de fonctions directement productives (comme l'augmentation de la surface foliaire) et moyennant une certaine prise de risque biomécanique. Dans les stades plus avancés, les ajustements de l'allométrie hauteur totale – dbh révèlent un changement de la morphologie lié à un changement de l'allocation de la croissance : la croissance en hauteur ralentit et est bornée par une asymptote ; alors que la croissance du houppier (diamètre, profondeur et surface) ne semble pas tendre vers une valeur asymptotique. Les arbres connaissent alors une phase d'augmentation de leur surface

d'interception de la lumière – grâce à l'augmentation de la taille du houppier – et de leur stabilité mécanique – grâce à l'augmentation du diamètre du tronc. Ce changement de la stratégie de croissance des deux Dipterocarpaceae étudiées est sûrement lié à la métamorphose architecturale observée par Durand (1999) pour ces deux espèces et qui correspond à un redressement des axes secondaires et à une augmentation du degré de ramification (Hallé and Ng 1981, Edelin 1984). Les espèces de sous-canopée et de sous-bois investissent préférentiellement dans l'extension latérale de leur houppier, ce qui peut être interprété comme une optimisation de l'interception de la lumière dans des conditions de faible luminosité grâce à l'augmentation de la surface du houppier, comme déjà avancé par Oldeman (1972).

D'autre part, les différentes approches que nous avons utilisées, mettent en évidence la grande variabilité intra-spécifique (donc inter-individuelle) de la croissance. *Vateria indica* présente, pour la croissance potentielle en fonction du dbh et pour chaque relation allométrique étudiée, les gammes de variabilité les plus élevées. Elle semble être l'espèce la plus « plastique » morphologiquement, et présente donc des trajectoires de développement couronnées de succès (au sens de la survie) plus variées. Les autres espèces étudiées présentent des gammes de variabilité équivalentes entre elles pour les allométries. Malgré un positionnement très différent dans la stratification, *Dipterocarpus indicus* ne semble donc pas plus flexible que *Knema attenuata* et *Humboldtia brunonis* pour l'allocation de la biomasse aux différentes parties de l'arbre.

Dipterocarpus indicus peut donc être décrite comme une espèce à longue durée de vie, à croissance relativement rapide et ayant une stratégie d'allocation préférentielle de la biomasse à la croissance en hauteur dans les jeunes stades, puis à l'extension du houppier lorsqu'elle atteint un niveau de lumière élevé, sans doute après le stade de métamorphose. Cette espèce semble peu « plastique » pour l'allocation différentielle de la biomasse en comparaison de *Vateria indica* ; elle présente donc une variété de trajectoires de développement plus restreinte. Comparée aux autres espèces, elle semble de plus être peu sensible aux variations climatiques saisonnières et peu affectée par la forte diminution de la croissance observée pour les autres espèces comme pour l'ensemble du peuplement au cours de la période de suivi. Dominante dans la strate des émergents, la proportion de surface terrière représentée par cette espèce dans le peuplement (16%) reflète son succès dans l'occupation de l'espace. Cependant, le succès de son installation semble plus conditionné par la nécessité de venir occuper la plus haute partie de la canopée que chez *Vateria indica*. D'autre part, elle semble plus favorisée sur pente faible (inférieure à 20°) où elle domine peut-être plus facilement les autres espèces que sur pente forte. Sur les 18 années de suivi, l'augmentation de sa surface terrière est légèrement inférieure à la moyenne du peuplement, elle a donc tendance à occuper une place de plus en plus réduite dans l'ensemble du peuplement.

Selon les mêmes critères, *Vateria indica* peut être décrite comme une espèce à durée de vie intermédiaire, à croissance relativement rapide et ayant une stratégie d'allocation préférentielle de la biomasse à la croissance en hauteur dans les jeunes stades, puis à l'extension du houppier lorsqu'elle atteint un niveau de lumière élevé, sans doute après le stade de métamorphose. Beaucoup plus « plastique » que *Dipterocarpus indicus*, elle présente une grande variabilité des trajectoires de développement et semble capable de s'installer et se maintenir à plusieurs niveaux dans la canopée. Cette plasticité explique sans doute son succès (en termes de densité et de surface terrière) dans le peuplement. En effet, la plasticité morphologique des couronnes est une caractéristique importante des espèces de canopée pour survivre sous une canopée fermée, s'insérer, puis dépasser les voisins (King 1996, Alves and

Santos 2002). Cette stratégie s'avère gagnante pour *Vateria indica* puisque cette espèce connaît la plus forte augmentation de surface terrière (+1,23% d'accroissement annuel, valeur très supérieure à celles observées pour les autres espèces principales et équivalente au double du taux d'accroissement annuel de la surface terrière observé pour le peuplement entier), durant la période d'observation. Les résultats obtenus ne permettent pas d'affirmer que ce succès est directement lié à la large gamme de trajectoires de développement empruntées par cette espèce mais des études théoriques (Vincent and Harja 2008) laissent envisager un impact favorable de la plasticité morphologique des couronnes sur la compétitivité des espèces en peuplement.

Les deux Myristicaceae (*Myristica dactyloides* et *Knema attenuata*) sont des espèces à croissance moyenne et à durée de vie intermédiaire. Elles ont une stratégie d'allocation préférentielle de la biomasse à la croissance radiale du tronc et à l'extension du houppier. *Myristica dactyloides* semble plus favorisée sur pente forte (supérieure à 30°) où sa densité, sa surface terrière, son biovolume de tige et sa surface de couronne totale sont significativement plus élevés ; ce qui peut être expliqué par un meilleur accès à la lumière dû à l'étagement des couronnes. Ces deux espèces sont largement dominantes dans la strate de la sous-canopée mais l'augmentation de leur surface terrière mesurée au cours du suivi est légèrement inférieure à la moyenne pour *Knema attenuata* et très faible pour *Myristica dactyloides*. *Myristica dactyloides* ayant une croissance moyenne et un taux de mortalité annuel similaires à ceux de *Knema attenuata*, la très faible augmentation de la surface terrière observée est uniquement due au faible taux de recrutement de cette espèce ; ce qui est sans doute lié à la collecte passée de ses fruits.

Humboldtia brunonis peut être décrite comme une espèce à croissance plus lente et à durée de vie plus courte que les autres espèces étudiées. Parmi les espèces étudiées, elle est la seule qui présente un taux de renouvellement (mortalité et recrutement) plus rapide que la moyenne du peuplement. Elle a une stratégie d'allocation préférentielle de la biomasse à la croissance radiale du tronc et à l'extension du houppier, mais présente une gamme de variabilité des trajectoires de développement aussi large que les espèces émergentes (*Dipterocarpus indicus*) et de canopée (*Knema attenuata*) ; résultat auquel on ne s'attendait pas pour une espèce de sous-bois. Cette espèce est peu sensible à l'intensité de la pente (pas d'effet significatif sur la densité, la surface terrière, le biovolume de tige ou la surface totale de couronne).

Pélissier (1995) avait déjà mis en évidence à Uppangala que les hauteurs de libération et d'installation des espèces structurantes étaient plus élevées sur pente faible et en peuplement fermé, soulignant ainsi la plasticité de la réponse des espèces face aux contraintes de la compétition pour la lumière. Ces résultats avaient été confirmés par l'étude plus approfondie de Robert (2001) sur les effets de la topographie sur la croissance et sur la morphologie des arbres. La présente étude apporte un complément en envisageant le comportement d'une espèce non plus sous forme de trajectoire moyenne mais en considérant les frontières de l'ensemble des situations observées, qui représentent autant de points situés sur des trajectoires de développement possibles. Les ajustements de courbes-enveloppes mettent en évidence une grande variabilité intra-spécifique et de larges zones de chevauchement des trajectoires de développement des différentes espèces étudiées. L'ajustement de l'allométrie surface de couronne – dbh en particulier, met en évidence une forte variabilité entre les individus d'une même espèce alors que la relation moyenne est stable entre espèces, ce qui est un résultat remarquable.

La variabilité intra-spécifique peut donc être largement supérieure à la variabilité interspécifique observée, ce qui va dans le sens des observations de Clark et al (2003b) et de

Vielledent (2009). En effet, les analyses bayésiennes hiérarchiques que ces auteurs effectuent suggèrent que les différences interspécifiques révélées par les modèles traditionnels peuvent être un artéfact, provenant du fait qu'on suppose que tous les individus d'une même espèce répondent de manière identique. A l'inverse, leur approche souligne le rôle potentiel de la variabilité intra-spécifique dans la coexistence des espèces en forêt hétérogène, illustré par le fait que les réponses des différentes espèces se chevauchent lorsque l'on considère un intervalle de confiance corrigé (i.e. un terme d'erreur structuré en fonction des différentes sources de variation).

L'analyse des séries longitudinales de croissance radiale confirme la variabilité inter-individuelle de la croissance et souligne l'existence d'une variabilité intra-individuelle qui apparaît plutôt liée à des rythmes endogènes spécifiques. En effet, toutes les espèces étudiées présentent plusieurs groupes avec des rythmes de croissance distincts. D'autre part, on observe des différences entre espèces en termes de périodicité exprimée par ces groupes. Chaque groupe définit un ensemble d'individus présentant une périodicité du même ordre de grandeur pour la croissance mais décalée dans le temps (déphasage); ce qui reflète l'expression de facteurs endogènes.

La présente étude a permis, dans une forêt tropicale hétérogène, d'appréhender les modalités de la croissance des arbres qui représente un des processus fondamentaux de la dynamique forestière (Clark and Clark 1999). Dans une perspective de modélisation de la dynamique des forêts tropicales humides, les résultats obtenus mettent en évidence l'importance de la prise en compte des variabilités inter et intra-spécifiques de la croissance. Moravie (1999) avait déjà souligné l'importance de la prise en compte dans la modélisation de la dynamique forestière d'une certaine forme de « plasticité » du houppier en réponse à son environnement local (en particulier l'accès à la lumière). Les houppiers étaient alors représentés sous forme d'octogones de 2 m de profondeur et l'accès à la lumière était représenté sous la forme d'un indice basé sur la hauteur relative des voisins.

Le modèle STRETCH (Shape Transformation Response of Trees in Crowded Habitats), développé sur la plateforme de modélisation CAPSIS (Computer-Aided Projection of Strategies In Silviculture, de Coligny 2007) à partir du modèle SEXI-FS (Spatially Explicit Individual-based Forest Simulator, Vincent and Harja 2008) est un des rares modèles qui prennent en compte la variabilité intra-spécifique des allométries, grâce à un module de déformation des houppiers des arbres en fonction de leur environnement lumineux et de l'encombrement des arbres voisins. Les houppiers sont représentés en trois dimensions et la dernière version du modèle intègre maintenant un module de calcul de l'interception lumineuse plus réaliste (basé sur une méthode de lancer de rayons). L'utilisation du modèle STRETCH ouvre des perspectives d'application intéressantes pour l'exploration des relations entre les caractéristiques de la croissance, établies pour les principales espèces du site d'Uppangala, et la dynamique forestière ou l'évolution de la biomasse aérienne.

Ce modèle pourrait notamment être utilisé pour tester de manière théorique l'effet de la variabilité inter-individuelle en tant qu'avantage compétitif pour une espèce donnée et en tant que facteur de coexistence des espèces. En effet, compte tenu des résultats de cette étude concernant les paramètres démographiques et l'évolution des surfaces terrières, *Vateria indica* peut apparaître dans une phase de "colonisation" du peuplement au détriment de *Dipterocarpus indicus*. La caractérisation des stratégies de croissance des deux espèces met en évidence une plus grande flexibilité de *Vateria indica*, qui lui confère probablement un avantage lorsque le milieu est hétérogène, alors que *Dipterocarpus indicus* semble s'épanouir rapidement, mais seulement lorsque les conditions lui sont favorables. Un modèle de simulation pourrait donc aider à cerner les conditions de coexistence ou de non-coexistence (colonisation par *Vateria indica*) des deux espèces sur le long terme.

Références bibliographiques

- Abe, N., and T. Yamada. 2008. Variation in allometry and tree architecture among *Symplocos* species in a Japanese warm-temperate forest. *Journal of Plant Research* **121**:155-162.
- Aggrey, S. E. 2002. Comparison of three nonlinear and spline regression models for describing chicken growth curves. *Poultry Science* **81**:1782-1788.
- Aiba, S.-I., and T. Kohyama. 1996. Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. *Journal of Ecology* **84**:207-218.
- Aiba, S.-I., and T. Kohyama. 1997. Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. *Journal of Ecology* **85**:611-624.
- Alder, D., and T. J. Synnott. 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest. Pages 81-83 in Department of Plant Science, Oxford Forest Insitute, Oxford.
- Alvarez-Buylla, E. R., and M. Martinez-Ramos. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the cimax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* **80**:275-290.
- Alves, L. F., and F. A. M. Santos. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **18**:245-260.
- Alvim, P. d. T. 1956. Fatores que controlam os lancomentes do cacaueiro. Pages 117-125 in VI Reunião do Comité Técnico Interamericano de Cacau.
- Alvim, P. d. T. 1964. Tree growth periodicity in tropical climates. Pages 479-495 in M. H. Zimmerman, editor. *Formation of wood in forest trees*. Academic Press, London.
- Appanah, S. 1985. General flowering in the climax rain forests of South-East Asia. *Journal of Tropical Ecology* **1**:225-240.
- Aravajy, S. 1995. Phenology of arborescent species in a tropical evergreen forest, Western Ghats (Uppangala), Karnataka. Center for Post-Graduate Studies, Pondicherry.
- Archibald, S., and W. J. Bond. 2003. Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. *Oikos* **102**:3-14.
- Ashton, P., T. J. Givnish, and S. Appanah. 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpacea: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *The American Naturalist* **132**:44-66.
- Ashton, P. S. 1989. Dipterocarp reproductive biology. Pages 219-240 in H. Lieth and M. J. A. Werger, editors. *Ecosystems of the world 14B: Tropical rain forest ecosystems*. Elsevier, Amsterdam.
- Baker, T. R., O. L. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, A. Di Fiore, T. Erwin, N. Higuchi, T. J. Killeen, S. G. Laurance, W. F. Laurance, S. L. Lewis, A. Monteagudo, D. A. Neill, P. Núñez Vargas, N. C. A. Pitman, J. N. M. Silva, and R. Vásquez Martínez. 2004. Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical transactions - Royal Society of London. Biological Sciences*. **359**:353-365.
- Baker, T. R., M. D. Swaine, and D. F. R. P. Burslem. 2003. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**:21-36.
- Barker, M. G., M. A. Pinard, and R. Nilus. 2006. Allometry and shade tolerance in pole-sized trees of two contrasting dipterocarp species in Sabah, Malaysia. *Biotropica* **38**:437-440.
- Bates, D. M., and J. M. Chambers. 1992. Nonlinear models. in J. M. Chambers and T. J. Hastie, editors. *Statistical models in S*. Wadsworth & Brooks/Cole.
- Bates, D. M., and D. G. Watts. 1988. *Nonlinear regression analysis and its applications*. Wiley.

- Beetson, T., M. Nester, and J. Vanclay. 1992. Enhancing a permanent sample plot system in natural forests. *The Statistician* **41**:525-538.
- Bell, D. L., and L. F. Galloway. 2007. Plasticity to neighbour shade: fitness consequences and allometry. *Functional Ecology* **21**:1146-1153.
- Bloor, J. M. G., and P. J. Grubb. 2003. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *Journal of Ecology* **91**:77-85.
- Bloor, J. M. G., and P. J. Grubb. 2004. Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes. *Functional Ecology* **18**:337-348.
- Bond, T. E. T. 1942. Studies in the vegetative growth and anatomy of the tea plant (*Camelia thea* Link) with special reference to the phloem. I. The flush shoot. *Annals of Botany* **6**:607-629.
- Borchert, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O.F. Cook. *Ecology* **61**:1065-1074.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* **15**:81-89.
- Botkin, D. B. 1993. *Forest dynamics, an ecological model*. Oxford University Press, New York.
- Botkin, D. B., J. F. Janak, and J. R. Wallis. 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *Journal of Ecology* **60**:849-872.
- Bragg, D. C. 2001. Potential relative increment (PRI): a new method to empirically derive optimal tree diameter growth. *Ecological Modelling* **137**:77-92.
- Breitsprecher, A., and J. S. Bethel. 1990. Stem-growth periodicity of tree in a tropical wet forest of Costa Rica. *Ecology* **71**:1156-1164.
- Brisson, J. 2001. Neighborhood competition and crown asymmetry in *Acer saccharum*. *Canadian Journal of Forestry Research* **31**:2151-2159.
- Brown, C. L. 1971. Secondary growth. Pages 61-123 in J. K. Zimmerman and C. L. Brown, editors. *Trees structure and function*. Springer-Verlag, New-York.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* **85**:1771-1789.
- Brown, N., S. Jennings, P. Wheeler, and J. Nabe-Nielsen. 2000. An improved method for the rapid assessment of forest understory light environments. *Journal of Applied Ecology* **37**:1044-1053.
- Brown, S., A. J. R. Gillespie, and A. E. Lugo. 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science* **35**:881-902.
- Buchinsky, M. 1998. Recent advances in quantile regression models: a practical guideline for empirical research. *The Journal of Human Resources* **33**:88-126.
- Bullock, S. H. 1997. Effects of seasonal rainfall on radial growth in two tropical tree species. *International Journal of Biometeorology* **41**:13-16.
- Bullock, S. H. 2000. Developmental patterns of tree dimensions in a neotropical deciduous forest. *Biotropica* **32**:42-52.
- Cade, B. S., and B. R. Noon. 2003. A gentle introduction to quantile regression for ecologists. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**:412-420.
- Cade, B. S., J. W. Terrell, and R. L. Schroeder. 1999. Estimating effects of limiting factors with regression quantiles. *Ecology* **80**:311-323.
- Canham, C. D., M. J. Papaik, M. Uriarte, W. H. McWilliams, J. C. Jenkins, and M. J. Twery. 2006. Neighborhood analysis of canopy tree competition along environmental gradients in new england forests. *Ecological Applications* **16**:540-554.
- Cannon, C. H., L. M. Curran, A. J. Marshall, and M. Leighton. 2007a. Beyond mast-fruiting events: community asynchrony and individual dormancy dominate woody plant reproductive behavior across seven Bornean forest types. *Current Science* **93**:1558-1566.

- Cannon, C. H., L. M. Curran, A. J. Marshall, and M. Leighton. 2007b. Long-term reproductive behaviour of woody plants across seven Bornean forest types in the Gunung Palung National Park (Indonesia): suprannual synchrony, temporal productivity and fruiting diversity. *Ecology Letters* **10**:956-969.
- Capers, R. S., and R. L. Chazdon. 2004. Rapid assessment of understory light availability in a wet tropical forest. *Agricultural and Forest Meteorology* **123**:177-185.
- Carlue, M., and J. M. Aufort. 1991. Relations entre l'allongement et l'épaississement de la pousse annuelle des rejets de châtaigner (*Castanea sativa* Mill) au cours des deux premières années de leur développement. *Annals of Forest Science* **48**:307-319.
- Chambers, J. Q., N. Higuchi, and J. P. Schimel. 1998. Ancient trees in Amazonia. *Nature* **391**:135-136.
- Champagnat, P., E. Payan, M. Champagnat, P. Barnola, S. Lavarenne, and C. Bertholon. 1986. La croissance rythmique de jeunes chênes pédonculés cultivés en conditions contrôlées et uniformes. Pages 303-337 in *Naturalia Monspeliensia*, Colloque International sur l'Arbre.
- Champely, S., and C. Deleuze. 1995. Co-inertie de deux variables aléatoires hilbertiennes et approximation B-spline - Application en foresterie. *Revue de Statistique Appliquée* **43**:91-107.
- Chaubert-Pereira, F. 2008. Combinaisons markoviennes et semi-markoviennes de modèles de régression. Application à la croissance d'arbres forestiers. Thèse de doctorat. Université Montpellier II, Montpellier.
- Chaubert-Pereira, F., Y. Caraglio, C. Lavergne, and Y. Guédon. 2009. Identifying ontogenetic, environmental and individual components of forest tree growth. *Annals of Botany* **in press**.
- Chave, J., C. Andalo, S. Brown, M. A. Cairns, J. Q. Chambers, D. Eamus, H. Fölster, F. Fromard, N. Higuchi, T. Kira, J.-P. Lescure, B. W. Nelson, H. Ogawa, H. Puig, B. Riéra, and T. Yamakura. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* **145**:87-99.
- Chave, J., R. Condit, H. C. Muller-Landau, S. C. Thomas, P. S. Ashton, S. Bunyavejchewin, L. L. Co, H. S. Dattaraja, S. J. Davies, S. Esufali, C. E. N. Ewango, K. J. Feeley, R. B. Foster, N. Gunatilleke, S. Gunatilleke, P. Hall, T. B. Hart, C. Hernández, S. P. Hubbell, A. Itoh, S. Kiratiprayoon, J. V. LaFrankie, S. Loo de Lao, J.-R. Makana, M. N. Nur Supardi, A. R. Kassim, C. Samper, R. Sukumar, H. S. Suresh, S. Tan, J. Thompson, M. D. C. Tongco, R. Valencia, M. Vallejo, G. Villa, T. Yamakura, J. K. Zimmerman, and E. C. Losos. 2008. Assessing evidence for a pervasive alteration in tropical tree communities. *PLoS Biology* **6**:455-462.
- Clark, D. A. 2004. Sources or sinks? The response of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Philosophical transactions - Royal Society of London. Biological Sciences*. **359**:477-491.
- Clark, D. A., and D. B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* **62**:315-344.
- Clark, D. A., and D. B. Clark. 1994. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of Ecology* **82**:865-872.
- Clark, D. A., and D. B. Clark. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications* **9**:981-997.
- Clark, D. A., S. C. Piper, C. D. Keeling, and D. B. Clark. 2003a. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**:5852-5857.

- Clark, D. B., and D. A. Clark. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* **80**:235-244.
- Clark, J. S. 2007. Models for ecological data: an introduction. Princeton University Press.
- Clark, J. S., J. Mohan, M. Dietze, and I. Ibanez. 2003b. Coexistence: how to identify trophic trade-offs. *Ecology* **84**:17-31.
- Claussen, J. W., and C. R. Maycock. 1995. Stem allometry in a North Queensland tropical rainforest. *Biotropica* **27**:421-426.
- Cole, W. G., and C. G. Lorimer. 1994. Predicting tree growth from crown variables in managed northern hardwood stands. *Forest Ecology and Management* **67**:159-175.
- Coleman, J. S., K. D. M. McConnaughay, and D. D. Ackerley. 1994. Interpreting phenotypic variation in plants. *TRENDS in Ecology and Evolution* **9**:187-191.
- Condit, R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. *TRENDS in Ecology and Evolution* **10**:18-22.
- Condit, R., P. S. Ashton, S. Bunyavejchewin, H. S. Dattaraja, S. Davies, S. Esufali, C. Ewango, R. Foster, I. A. U. N. Gunatilleke, C. V. S. Gunatilleke, P. Hall, K. E. Harms, T. Hart, C. Hernandez, S. P. Hubbell, A. Itoh, S. Kiratiprayoon, J. LaFrankie, S. L. de Lao, J.-R. Makana, M. Nur Supardi Noor, A. Rahman Kassim, S. Russo, R. Sukumar, C. Samper, H. S. Suresh, S. Tan, S. Thomas, R. Valencia, M. Vallejo, G. Villa, and Z. T. 2006. The importance of demographic niches to tree diversity. *Science* **313**:98-101.
- Condit, R., P. S. Ashton, N. Manokaran, J. V. LaFrankie, S. P. Hubbell, and R. B. Foster. 1999. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical transactions - Royal Society of London. Biological Sciences*. **354**:1739-1748.
- Condit, R., S. P. Hubbell, and R. Foster. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* **7**:405-416.
- Condit, R., S. P. Hubbell, and R. B. Foster. 1993. Identifying fast-growing native trees from the Neotropics using data from a large, permanent census plot. *Forest Ecology and Management* **62**:123-143.
- Condit, R., S. P. Hubbell, and R. B. Foster. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* **65**:419-439.
- Coomes, D. A., and R. B. Allen. 2007. Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology* **95**:1084-1097.
- Coomes, D. A., and P. J. Grubb. 1998. A comparison of 12 tree species of Amazonian caatinga using growth rates in gaps and understorey, and allometric relationships. *Functional Ecology* **12**:426-435.
- Cornillon, P.-A., L. Saint-André, J.-M. Bouvet, P. Vigneron, A. Saya, and R. Gouma. 2003. Using B-splines for growth curve classification: applications to selection of eucalyptus clones. *Forest Ecology and Management* **176**:75-85.
- Courbaud, B., F. Houllier, and C. Rupe. 1993. Un modèle de croissance en hauteur des arbres en pessière pure irrégulière de montagne. *Annals of Forest Science* **50**:337-351.
- Cramer, W., A. Bondeau, S. Schaphoff, W. Lucht, B. Smith, and S. Sitch. 2004. Tropical forests and the global carbon cycle: impacts of atmospheric carbon dioxide, climate change and rate of deforestation. *Philosophical transactions - Royal Society of London. Biological Sciences*. **359**:331-343.
- Curran, L. M., I. Caniago, G. D. Paoli, D. Astianti, M. Kusneti, M. Leighton, C. E. Nirarita, and H. Haeruman. 1999. Impact of El Niño and logging on canopy tree recruitment in Borneo. *Science* **286**:2184-2188.
- Cusset, G. 1980. Sur les paramètres intervenant dans la croissance des arbres : la relation hauteur-diamètre de l'axe primaire aérien. *Candollea* **35**:231-255.

- Dalling, J. W., K. Winter, J. D. Nason, S. P. Hubbell, D. A. Murawski, and J. L. Hamrick. 2001. The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree ? *Ecology* **82**:933-945.
- Davies, S. J., P. A. Palmiotto, P. S. Ashton, H. S. Lee, and J. V. Lafrankie. 1998. Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology* **86**:662-673.
- Dawkins, H. C. 1958. The management of natural tropical high-forests with special reference to Uganda. Imperial Forestry Institute, University of Oxford.
- de Coligny, F. 2007. Efficient building of forestry modelling software with the Capsis methodology. Pages 216-222 in T. Fourcaud and L. Zhang, editors. Plant growth modeling and applications. Proceedings of PMA06. IEEE Computer Society, Los Alamitos, California.
- De Fay, E. 1986. Mode de croissance cambiale de quelques arbres tropicaux au stade juvénile. Pages 13-27 in *Naturalia Monspeliensia*, Colloque International sur l'Arbre.
- Delcamp, M. 2007. Groupes "fonctionnels" d'espèces et prédiction de la dynamique des peuplements d'arbres après perturbation en forêt dense tropicale humide : exemple en Guyane française. Ph. D. Montpellier II.
- Deutschman, D. H., S. A. Levin, and S. W. Pacala. 1999. Error propagation in a forest succession model: the role of fine-scale heterogeneity in light. *Ecology* **80**:1927-1943.
- Diggle, P. J., editor. 1983. Statistical analysis of spatial point patterns. Academic Press, London.
- Diggle, P. J. 1990. Time series. A biostatistical introduction. Oxford University Press, Oxford.
- Duplat, P., and M. Tran-Ha. 1997. Modélisation de la croissance en hauteur dominante du chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl) en France. Variabilité inter-régionale et effet de la période récente (1959-1993). *Annales des Sciences Forestières* **54**:611-634.
- Durand, M. 1997. Architecture and growth strategy of two evergreen species of the Western Ghats (South India): *Knema attenuata* (Myristicaceae) and *Vateria indica* (Dipterocarpaceae). *Pondy Papers in Ecology*, Institut Français de Pondichéry **3**.
- Durand, M. 1999. Apport de l'analyse architecturale des arbres dans l'étude de la structure des forêts tropicales sempervirentes. Cas d'une forêt dense humide du Sud de l'Inde. PhD thesis. UM2, Montpellier.
- Durrieu de Madron, L. 1993. Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylvigénèse avant et après exploitation sur le dispositif d'étude sylvicole de Paracou - Guyane française. Thèse de doctorat.
- Easdale, T. A., J. R. Healey, H. R. Grau, and A. Malizia. 2007. Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. *Journal of Ecology*.
- Edelin, C. 1984. L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. PhD. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- El Nour, M., and A. Riedacker. 1984. Rythmes de croissance et de régénération des racines de plants et boutures de chênes pédonculés (*Quercus pedunculata* Ehrh.). *Annals of Forest Science* **41**:355-370.
- Elouard, C., F. Houllier, J.-P. Pascal, R. Pélissier, and B. R. Ramesh. 1997a. Dynamics of the dense moist evergreen forests. Long term monitoring of an experimental station in Kodagu District (Karnataka, India). *Pondy Papers in Ecology* **1**.
- Elouard, C., R. Pélissier, F. Houllier, J.-P. Pascal, M. Durand, S. Aravajy, M. A. Moravie, C. Gimaret-Carpentier, and B. R. Ramesh. 1997b. Monitoring the structure and dynamics of a dense moist evergreen forest in the Western Ghats (Kodagu District, Karnataka, India). *Tropical Ecology* **38**:193-214.

- Enquist, B. J. 2002. Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology* **22**:1045-1064.
- Enquist, B. J., and A. J. Leffler. 2001. Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees: individualistic responses to climatic variation. *Journal of Tropical Ecology* **17**:41-60.
- Enquist, B. J., G. B. West, and J. H. Brown. 2009. Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* **106**:7046-7051.
- Enquist, B. J., G. B. West, E. L. Charnov, and J. H. Brown. 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* **401**:907-911.
- Falster, D. S., and M. Westoby. 2005. Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia. *Journal of Ecology* **93**:521-535.
- FAO. 1988. FAO-UNESCO Soil map of the world. Revised legend. *in* FAO/UNESCO/ISRIC World Soil Resources Reports, n°60.
- Favrichon, V. 1994. Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplements en forêt guyanaise. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **49**:379-403.
- Feeley, K. J., S. J. Wright, M. N. Nur Supardi, Abd Rahman Kassim, and J. D. Stuart. 2007. Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology Letters* **10**:461-469.
- Ferment, A., N. Picard, S. Gourlet-Fleury, and C. Baraloto. 2001. A comparison of five indirect methods for characterizing the light environment in a tropical forest. *Annals of Forest Science* **58**:877-891.
- Ferry, B. 1994. Etude des humus forestiers des Ghâts occidentaux en Inde du sud - facteurs climatiques, édaphiques et biologiques intervenant dans le stockage de la matière organique du sol. Institut Français de Pondichéry, Inde.
- Fichtler, E., D. A. Clark, and M. Worbes. 2003. Age and long-term growth of trees in an old-growth tropical rain forest, based on analyses of tree rings and ^{14}C . *Biotropica* **35**:306-317.
- Fisher, J. I., G. C. Hurtt, R. Q. Thomas, and J. Q. Chambers. 2008. Clustered disturbance lead to bias in large-scale estimates based on forest sample plots. *Ecology Letters* **11**:554-563.
- Fulford, R. M. 1966. The Morphogenesis of apple buds. IV. The effect of fruit. *Annals of Botany* **30**:597-606.
- Gilbert, I. R., P. G. Jarvis, and H. Smith. 2001. Proximity signal and shade avoidance differences between early and late successional trees. *Nature* **411**:792-795.
- Gilmore, D. W. 2001. Equations to describe crown allometry of *Larix* require local validation. *Forest Ecology and Management* **148**:109-116.
- Givnish, T. J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. Pages 51-84 *in* E. Medina, H. A. Mooney, and V.-Y. C., editors. *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Junk, The Hague.
- Givnish, T. J., editor. 1986. *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Goreaud, F., and R. Pélissier. 1999. On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K -function. *Journal of Vegetation Science* **10**:433-438.
- Goreaud, F., and R. Pélissier. 2003. Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K_{12} -function: population independence vs. random labelling hypothesis. *Journal of Vegetation Science* **14**:681-692.

- Gourlet-Fleury, S. 1997. Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide. (dispositif de Paracou - Guyane française). Ph. D. Claude Bernard - Lyon I, Lyon.
- Gourlet-Fleury, S. 1998. Indices de compétition en forêt dense tropicale humide : étude de cas sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane française). *Annales des Sciences Forestières* **55**:623-654.
- Gourlet-Fleury, S., L. Blanc, N. Picard, P. Sist, J. Dick, R. Nasi, M. D. Swaine, and E. Forni. 2005. Grouping species for predicting mixed tropical forests dynamics: looking for a strategy. *Annals of Forestry Science* **62**:785-796.
- Gourlet-Fleury, S., and F. Houllier. 2000. Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana. *Forest Ecology and Management* **131**:269-289.
- Greathouse, D. C., W. M. Laetsch, and B. O. Phinney. 1971. The shoot growth rhythm of a tropical tree, *Theobroma cacao*. *American Journal of Botany* **58**:281-286.
- Greenwood, M., and A. F. Posnette. 1950. The growth flushes of Cocoa. *Journal of Horticultural Science* **25**:164-174.
- Grime, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* **250**:26-31.
- Guédon, Y., Y. Caraglio, P. Heuret, E. Lebarbier, and C. Meredieu. 2007. Analyzing growth components in trees. *Journal of Theoretical Biology* **248**:418-447.
- Gutsell, S. L., and E. A. Johnson. 2002. Accurately ageing trees and examining their height-growth rates: implications for interpreting forest dynamics. *Journal of Ecology* **90**:153-166.
- Hallé, F., and R. Martin. 1968. Etude de la croissance rythmique chez *Hevea brasiliensis* Müll.-Arg. (Euphorbiacées - Crotonoïdées). *Adansonia* **8**:475-503.
- Hallé, F., and F. Ng. 1981. Crown construction in mature dipterocarp trees. *The Malaysian Forester* **44**:222-233.
- Hammond, S. T., and K. J. Niklas. 2009. Emergent properties of plants competing in silico for space and light: seeing the tree form the forest. *American Journal of Botany* **96**:1430-1444.
- Hartigan, J. A., and M. A. Wong. 1979. A *k*-means clustering algorithm. *Applied Statistics* **28**:100-108.
- Hazlett, D. L. 1987. Seasonal cambial activity for *Pentaclethra*, *Goelthalsia*, and *Carapa* trees in a Costa Rican lowland forest. *Biotropica* **19**:357-360.
- Heshmatol Vaezin, S. M. 2006. Modèles économiques de gestion des peuplements réguliers, irréguliers ou en transition ; illustrations dans le cas du hêtre dans le nord-est de la France. Ecole Nationale de Génie Rural des Eaux et Forêts, Nancy.
- Hladik, A. 1982. Dynamique d'une forêt équatoriale africaine : mesure en temps réel et comparaison des potentiels de croissance des différentes espèces. *Acta Oecologia* **3**:373-392.
- Holbrook, N. M., and F. E. Putz. 1989. Influence of neighbors on tree form: effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *luquidambar styraciflua* (Sweet Gum). *American Journal of Botany* **76**:1740-1749.
- Holdsworth, M. 1963. Intermittent growth of the Mango tree. *Journal of the West African Science Association* **7**:163-171.
- Horn, H. 1971. The adaptative geometry of trees. Princeton University Press, Princeton.
- Huang, S., S. J. Titus, and D. P. Wiens. 1992. Comparison of nonlinear height-diameter functions for major Alberta tree species. *Canadian Journal of Forestry Research* **22**:1297-1304.

- Hummel, F.-C. 1953. The definition of thinning treatments. Pages 582-588 in *Comptes rendus du XIe Congrès de l'Union Internationale des Instituts de Recherches forestières*, Rome.
- Humphries, E. C. 1944. A consideration of the factors controlling the opening of buds in the cacao tree (*Theobroma cacao*). *Annals of Botany New Series* **8**:259-267.
- Hutchinson, G. E. 1965. The niche: an abstractly inhabited hypervolume. Pages 26-78 in G. E. Hutchinson, editor. *The ecological theatre and the evolutionary play*. Yale University Press, New Haven.
- Huxley, J. S. 1932. *Problems of relative growth*. MacVeagh, New York.
- Ishii, H., J. P. Clement, and D. C. Shaw. 2000. Branch growth and crown form in old coastal Douglas-fir. *Forest Ecology and Management* **131**:81-91.
- Jonkers, H. 1979. Biennial bearing in apple and pear: a literature survey. *Scientia Horticulturae* **11**:303-317.
- Keeland, B. D., and R. R. Sharitz. 1993. Accuracy of tree growth measurements using dendrometer bands. *Canadian Journal of Forestry Research* **23**:1454-2457.
- Keeling, H. C., and O. L. Phillips. 2007. A calibration method for the crown illumination index for assessing forest light environments. *Forest Ecology and Management* **242**:431-437.
- Kelly, D., and V. L. Sork. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**:427-447.
- King, D. A. 1986. Tree form, height growth, and susceptibility to wind damage in *Acer saccharum*. *Ecology* **67**:980-990.
- King, D. A. 1990. Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. *Functional Ecology* **4**:27-32.
- King, D. A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* **12**:25-44.
- King, D. A. 2005. Linking tree form, allocation and growth with an allometrically explicit model. *Ecological Modelling* **185**:77-91.
- King, D. A., K. F. Davies, M. N. Nur Supardi, and S. Tan. 2005. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. *Functional Ecology* **19**:445-453.
- Kira, T. 1978. Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forests of southeast Asia with special reference to Pasoh Forest, West Malaysia. Pages 561-590 in P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman, editors. *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Koenker, R., and G. J. Bassett. 1978. Regression quantiles. *Econometrica* **46**:33-50.
- Koenker, R., and B. J. Park. 1994. An interior point algorithm for nonlinear quantile regression. *Journal of Econometrics* **71**:265-283.
- Koenker, R. W. 2005. *Quantile regression*. Cambridge U. Press.
- Kohyama, T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology* **1**:399-404.
- Kohyama, T. 1991. A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. *Functional Ecology* **5**:83-90.
- Kohyama, T. 1993. Size-structured tree population in gap-dynamic forest - the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. *Journal of Ecology* **81**:131-143.
- Kohyama, T., and M. Hotta. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* **4**:515-521.

- Kohyama, T., E. Suzuki, T. Partomihardjo, T. Yamada, and T. Kubo. 2003. Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology* **91**:797-806.
- Kooijman, S. A. L. M. 2000. Dynamic energy and mass budgets in biological systems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Korning, J., and H. Balslev. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* **10**:151-166.
- Kumbhakar, S. C., and C. A. K. Lovell. 2000. Stochastic frontier analysis. Cambridge University Press, Cambridge.
- Laurance, S. G. W., W. F. Laurance, H. E. M. Nascimento, A. Andrade, M. Phillips, E. R. G. Rebello, and R. Condit. 2009. Long-term variation in Amazon forest dynamics. *Journal of Vegetation Science* **20**:323-333.
- Lauri, P. E., E. Térouanne, J.-M. Lespinasse, J.-L. Regnard, and J.-J. Kelner. 1995. Genotypic differences in the axillary bud growth and fruiting pattern of apple fruiting branches over several years - an approach to regulation of fruit bearing. *Scientia Horticulturae* **64**:265-281.
- Lawton, R. O. 1984. Ecological constraints on wood density in a tropical montane rain forest. *American Journal of Botany* **71**:261-267.
- Legendre, P., and L. Legendre. 1998. Numerical ecology. Elsevier, Amsterdam.
- Leigh, E. G. J., P. Davidar, C. W. Dick, J.-P. Puyravaud, J. Terborgh, H. ter Steege, and S. D. Wright. 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* **36**:447-473.
- Lewis, S. L., G. Lopez-Gonzalez, B. Sonké, K. Affum-Baffoe, T. R. Baker, L. O. Ojo, O. L. Phillips, J. M. Reitsma, L. White, J. A. Comiskey, M.-N. Djuikouo K, C. E. N. Ewango, T. R. Feldpausch, A. C. Hamilton, M. Gloor, T. Hart, A. Hladik, J. Lloyd, J. C. Lovett, J.-R. Makana, Y. Malhi, F. M. Mbago, H. J. Ndangalasi, J. Peacock, K. S.-H. Peh, D. Sheil, T. Sunderland, M. D. Swaine, J. Taplin, D. Taylor, S. C. Thomas, R. Votere, and H. Wöll. 2009. Increasing carbon storage in intact African tropical forests. *Nature* **457**:1003-1006.
- Lewis, S. L., O. L. Phillips, T. R. Baker, J. Lloyd, Y. Malhi, S. Almeida, N. Higuchi, W. F. Laurance, D. A. Neill, J. N. M. Silva, J. Terborgh, A. Torres Lezama, R. Vásquez Martínez, S. Brown, J. Chave, C. Kuebler, P. Núñez Vargas, and B. Vinceti. 2004. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical transactions - Royal Society of London. Biological Sciences*. **359**:421-436.
- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology* **70**:791-806.
- Lieberman, D., and M. Lieberman. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* **3**:347-358.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta, and G. S. Hartshorn. 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* **73**:915-924.
- Loehle, C. 1986. Phototropism of whole trees: effects of habitat and crown form. *American Midland Naturalist* **116**:190-196.
- Loffeier, M. E. 1989. Sylviculture et sylvigénèse en forêt sempervirente du Coorg (sud-ouest de l'Inde). Ph. D. thesis. Université Pierre et Marie Curie (PARIS VI), Paris.
- Lorimer, C. G. 1983. Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. *Forest Ecology and Management* **6**:343-360.

- Lotwick, H. M., and B. W. Silverman. 1982. Methods for analysing spatial processes of several types of points. *Journal of the Royal Statistical Society, Serie B* **44**:406-413.
- Loubry, D. 1994. Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française (5° lat. N). Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Madelaine, C., R. Pélissier, G. Vincent, J.-F. Molino, D. Sabatier, M.-F. Prévost, and C. de Namur. 2007. Mortality and recruitment in a lowland tropical rain forest of French Guiana: effects of soil type and species guild. *Journal of Tropical Ecology* **23**:277-287.
- Malhi, Y., and O. L. Phillips. 2004. Tropical forests and global atmospheric change: a synthesis. *Philosophical transactions - Royal Society of London. Biological Sciences*. **359**:549-555.
- Malhi, Y., and J. Wright. 2004. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical transactions - Royal Society of London. Biological Sciences*. **359**:311-329.
- Manokaran, N., and K. M. Kochummen. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* **3**:315-330.
- Martínez-Ramos, M., and E. R. Alvarez-Buylla. 1998. How old are tropical rain forest trees? *Trends in Plant Science* **3**:400-405.
- McDonald, J. A. 1933. An environmental study of the cacao tree. Pages 2-4 *in* Second Rep. of Cacao Res., Trinidad.
- McMahon, T. A. 1973. Size and shape in biology. *Science* **179**:1201-1204.
- Medway, F. L. S. 1972. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biological Journal of the Linnean Society* **4**:117-146.
- Millet, B. 1972. Quelques données concernant la synchronisation des rythmes chez les végétaux. *Annales scientifiques de l'université de Besançon* **3**:125-131.
- Millet, B., B. Bonnet, and A. W. El-Morsy. 1991. Le fonctionnement rythmique des végétaux ligneux. In : *L'arbre. Biologie et développement*, C. Edelin (ed.). *Naturalia Monspelliensia n° hors série A7*:295-317.
- Millet, B., and G. Manachère. 1979. Morphogénèse rythmée chez les végétaux. *Bulletin de la Société Botanique de France, Actualités botaniques* **126**:51-74.
- Millet, B., and G. Manachère. 1983. Introduction à l'étude des rythmes biologiques. Vuibert, Paris.
- Monks, A., and D. Kelly. 2006. Testing the resource-matching hypothesis in the mast seeding tree *Nothofagus truncata* (Fagaceae). *Austral Ecology* **31**:366-375.
- Moravie, M. A. 1999. Un modèle arbre dépendant des distances pour l'étude des relations entre la dynamique et la structure spatiale d'une forêt dense humide sempervirente. Ph.D. Thesis. Université Claude Bernard - LYON I, Lyon.
- Moravie, M. A., M. Durand, and F. Houllier. 1999. Ecological meaning and predictive ability of social status, vigour and competition indices in a tropical rain forest (India). *Forest Ecology and Management* **117**:221-240.
- Morneau, F. 2007. Effets d'un gradient d'engorgement hydrique sur la structure et la dynamique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane Française). Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts, Nancy.
- Muller-Landau, H. C., R. Condit, J. Chave, S. C. Thomas, S. A. Bohlman, and etc... 2006. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters* **9**:575-588.
- Muth, C. C., and F. A. Bazzaz. 2002. Tree canopy displacement at forest gap edges. *Canadian Journal of Forestry Research* **32**:247-254.

- Muth, C. C., and F. A. Bazzaz. 2003. Tree canopy displacement and neighborhood interactions. *Canadian Journal of Forestry Research* **33**:1323-1330.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**:853-858.
- Nascimento, H. E. M., W. F. Laurance, R. Condit, S. G. Laurance, S. D'Angelo, and A. C. Andrade. 2005. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *Journal of Vegetation Science* **16**:625-634.
- Nicolini, E., B. Chanson, and F. Bonne. 2001. Stem growth and epicormic branch formation in understorey Beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Botany* **87**:737-750.
- Nicotra, A. B., R. L. Chazdon, and S. V. B. Iriarte. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* **80**:1908-1926.
- Niklas, K. J. 1994. Plant allometry: the scaling of form and process. University of Chicago Press, Chicago.
- Niklas, K. J. 1999. Changes in the factor of safety within the superstructure of a dicot tree. *American Journal of Botany* **86**:688-696.
- Niklas, K. J., and B. J. Enquist. 2001. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**:2922-2927.
- O'Brien, J. J., S. F. Oberbauer, D. B. Clark, and D. A. Clark. 2008. Phenology and stem diameter increment seasonality in a Costa Rican wet tropical forest. *Biotropica* **40**:151-159.
- O'Brien, S. T., S. P. Hubbell, P. Spiro, R. Condit, and R. B. Foster. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* **76**:1926-1939.
- O'Connell, B. M., and M. J. Kelt. 1994. Crown architecture of undrestory and open-grown white pine (*Pinus strobus* L.) sapling. *Tree Physiology* **14**:89-102.
- Oberbauer, S. F., D. B. Clark, D. A. Clark, and C. A. Quesada. 1988. Crown light environments of saplings of two species of rain forest emergent trees. *Oecologia* **75**:207-212.
- Oberbauer, S. F., D. B. Clark, D. A. Clark, P. M. Rich, and G. Vega. 1993. Light environments, gas exchange and annual growth of three species of Costa Rican rain forest trees. *Journal of Tropical Ecology* **9**:511-523.
- Oldeman, R. A. A. 1972. L'architecture de la forêt guyanaise. Université Scientifique et Technique du Languedoc.
- Oldeman, R. A. A., and J. van Dijk. 1991. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. Pages 21-65 in A. Gomez-Pompa, T. C. Whitmore, and M. Hadley, editors. Rain forest regeneration and management. UNESCO and The Parthenon publishing group, Paris.
- Ollier, S. 2004. Des outils pour l'intégration des contraintes spatiales, temporelles et évolutives en analyse des données écologiques. PhD. Claude Bernard - Lyon I, Lyon.
- Ollier, S., D. Chessel, P. Couteron, R. Pélissier, and J. Thioulouse. 2003. Comparing and classifying one-dimensional spatial patterns: an application to laser altimeter profiles. *Remote Sensing of Environment* **85**:453-462.
- Ollier, S., P. Couteron, and D. Chessel. 2006. Orthonormal transform to decompose the variance of a life-history trait across a phylogenetic tree. *Biometrics* **62**:471-477.
- Osunkoya, O. O., K. Omar-Ali, N. Amit, J. Dayan, D. S. Daud, and T. K. Sheng. 2007. Comparative height-crown allometry and mechanical design in 22 tree species of Kuala Lelagong rainforest, Brunei, Borneo. *American Journal of Botany* **94**:1951-1962.

- Palomaki, M. B., R. L. Chazdon, J. P. Arroyo, and S. G. Letcher. 2006. Juvenile tree growth in relation to light availability in second-growth tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* **22**:223-226.
- Papaik, M. J., and C. D. Canham. 2006. Multi-model analysis of tree competition along environmental gradients in southern New England forest. *Ecological Applications* **16**:1880-1892.
- Parent, S., and C. Messier. 1995. Effets d'un gradient de lumière sur la croissance en hauteur et la morphologie de la cime du sapin baumier régénéré naturellement. *Canadian Journal of Forestry Research* **25**:878-885.
- Parresol, B. R. 1995. Basal area growth for 15 tropical species in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* **73**:212-219.
- Pascal, J.-P. 1982. Bioclimats des Ghâts occidentaux (2 cartes). *in* Travaux de la section scientifique et technique, Hors série n°17. Institut Français de Pondichéry.
- Pascal, J.-P. 1984. Les forêts denses humides sempervirentes des Ghâts occidentaux de l'Inde. Ecologie, structure, Floristique, Succession. Institut Français de Pondichéry, Pondichéry.
- Pascal, J.-P. 1995. Quelques exemples de problèmes posés à l'analyste et au modélisateur par la complexité de la forêt tropicale humide. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* **50**:237-249.
- Pascal, J.-P., and R. Pélissier. 1996. Structure and floristic composition of a tropical evergreen forest in south-west India. *Journal of Tropical Ecology* **12**:195-218.
- Payan, E. 1982. Contribution à l'étude de la croissance rythmique chez de jeunes chênes pédonculés (*Quercus pedunculata* Ehrh). Université de Blaise Pascal, Clermont-Ferrand.
- Peacock, J., T. R. Baker, S. L. Lewis, G. Lopez-Gonzalez, and O. L. Phillips. 2007. The RAINFOR database: monitoring forest biomass and dynamics. *Journal of Vegetation Science* **18**:535-542.
- Pélissier, R. 1995. Relations entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'une forêt dense humide sempervirente (Forêt d'Uppangala - Ghâts occidentaux de l'Inde.). Ph.D. Thesis. University of Lyon, France.
- Pélissier, R., and F. Goreaud. 2009. ads version 1.2-9 - An R package for spatial point pattern analysis. <http://cran.r-project.org/web/packages/ads/index.html>. *in*.
- Pélissier, R., and J.-P. Pascal. 2000. Two-year tree growth patterns investigated from monthly girth records using dendrometer bands in a wet evergreen forest in India. *Journal of Tropical Ecology* **16**:429-446.
- Phillips, O. L., L. E. O. C. Aragão, S. L. Lewis, J. B. Fisher, J. Lloyd, G. López-González, Y. Malhi, A. Monteagudo, J. Peacock, C. A. Quesada, G. van der Heijden, G. Almeida, I. Amaral, L. Arroyo, G. Aymard, T. R. Baker, O. Bánki, L. Blanc, D. Bonal, P. Brando, J. Chave, A. C. Alves de Oliveira, N. Dávila Cardozo, C. I. Czimczik, T. R. Feldpausch, M. Aparecida Freitas, E. Gloor, N. Higuchi, E. Jiménez, G. Lloyd, P. Meir, C. Mendoza, A. Morel, D. A. Neill, D. Nepstad, S. Patiño, M. C. Peñuela, A. Prieto, F. Ramírez, M. Schwarz, J. Silva, M. Silveira, S. Sota Thomas, H. ter Steege, J. Stropp, R. Vásquez, P. Zelazowski, E. Alvarez Dávila, S. Andelman, A. Andrade, K.-J. Chao, T. Erwin, A. Di Fiore, E. Honorio C., H. Keeling, T. J. Killeen, W. F. Laurance, A. Peña Cruz, N. C. A. Pitman, P. Núñez Vargas, H. Ramírez-Angulo, A. Rudas, R. Salamão, N. Silva, J. Terborgh, and A. Torres-Lezama. 2009. Drought sensitivity of the amazon rainforest. *Science* **323**:1344-1347.
- Phillips, O. L., and A. H. Gentry. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science* **263**:954-958.

- Phillips, O. L., P. Hall, A. H. Gentry, S. A. Sawyer, and R. Vasquez. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* **91**:2805-2809.
- Phillips, O. L., S. L. Lewis, T. R. Baker, K.-J. Chao, and N. Higuchi. 2008. The changing Amazon forest. *Philosophical transactions - Royal Society of London. Biological Sciences*. **363**:1819-1827.
- Phillips, O. L., Y. Malhi, N. Higuchi, W. F. Laurance, P. V. Núñez, R. M. Vásquez, S. G. Laurance, L. V. Ferreira, M. Stern, S. Brown, and J. Grace. 1998. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. *Science* **282**:439-442.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* **13**:396-410.
- Poorter, L., and E. J. M. M. Arets. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology* **166**:295-306.
- Poorter, L., and M. J. A. Werger. 1999. Light environment, sapling architecture, and leaf display in six rain forest tree species. *American Journal of Botany* **86**:1464-1473.
- Prévost, M. F., and H. Puig. 1981. Accroissement diamétral des arbres en Guyane : observation sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* **3**:147-171.
- Purves, D., and S. Pacala. 2008. Predictive models of forest dynamics. *Science* **320**:1452-1453.
- Ratkowsky, D. A., editor. 1983. *Nonlinear regression modeling*. Marcel Dekker, New York.
- Reed, D., M. Tomé, M. C. Araújo, and E. Jones. 2001. A re-examination of potential*modifier dimensional growth models. Pages 1-11 *in* *Forest biometry, modelling and information systems*. IUFRO, Greenwich.
- Reed, D. D., G. D. Mroz, H. O. Liechty, E. A. Jones, P. J. Cattellino, N. J. Balster, and Y. Zhang. 1995. Above- and below-ground biomass of precompetitive red pine in northern Michigan. *Canadian Journal of Forest Research* **25**:1064-1069.
- Reich, P. B., and R. Borchert. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* **63**:294-299.
- Reich, P. B., and R. Borchert. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* **72**:61-74.
- Rich, P. M., K. Helenurm, D. Kearns, S. R. Morse, M. W. Palmer, and L. Short. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **113**:241-246.
- Richards, F. J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany* **10**:290-300.
- Richards, P. W. 1952. *The tropical rain forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ricklefs, R. E. 1968. Patterns of growth in birds. *Ibis* **110**:419-451.
- Robert, A. 2001. *Modélisation de l'effet de la topographie sur la dynamique et la structure de peuplements forestiers hétérogènes*. Ph.D. Thesis. Université Claude Bernard, Lyon.
- Rollet, B. 1969. *Etudes quantitatives d'une forêt dense humide sempervirente de la Guyane vénézuélienne*. Université de Toulouse, Toulouse.
- Russo, S. E., S. J. Davies, D. A. King, and S. Tan. 2005. Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* **93**:879-889.
- Scarrone, F. 1969. *Recherche sur les rythmes de croissance du Manguier et de quelques végétaux ligneux Malagasy*. Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand.

- Scharf, F. S., F. Juanes, and M. Sutherland. 1998. Inferring ecological relationships from the edges of scatter diagrams: comparison of regression techniques. *Ecology* **79**:448-460.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press, Cambridge.
- Schöngart, J., W. J. Junk, M. T. F. Piedade, J. M. Ayres, A. Hüttermann, and M. Worbes. 2004. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño-Southern Oscillation effect. *Global Change Biology* **10**:683-692.
- Schöngart, J., M. T. F. Piedade, S. Ludwigshausen, V. Horna, and M. Worbes. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology* **18**:581-597.
- Sheil, D. 1995. A critique of permanent plot methods and analysis with examples from Budongo Forest, Uganda. *Forest Ecology and Management* **77**:11-34.
- Shugart, H. H. 1984. *A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models.* Springer-Verlag, New York.
- Shugart, H. H., D. C. West, and W. R. Emanuel. 1981. Patterns and dynamics of forests: an application. Pages 74-94 in D. C. West, H. H. Shugart, and D. Botkin, editors. *Forest succession: concepts and application.* Springer-Verlag, New York.
- Silpi, U., P. Thaler, P. Kasemsap, A. Lacointe, A. Chantuma, B. Adam, E. Gohet, S. Thanisawanyangkura, and T. Améglio. 2006. Effect of tapping activity on the dynamics of radial growth of *Hevea brasiliensis* trees. *Tree Physiology* **26**:1579-1587.
- Smith, H. 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. *Annual Review of Plant Physiology* **33**:481-518.
- Sorrensen-Cothorn, K. A., E. D. Ford, and D. G. Sprugel. 1993. A model of competition incorporating plasticity through modular foliage and crown development. *Ecological Monographs* **63**:277-304.
- Sposito, T. C., and F. A. M. Santos. 2001. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany* **88**:939-949.
- Sterck, F. J., and F. Bongers. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* **85**:266-272.
- Sterck, F. J., F. Bongers, and D. M. Newbery. 2001. Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific patterns. *Plant Ecology* **153**:279-292.
- Swaine, M. D., J. B. Hall, and I. J. Alexander. 1987. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology* **3**:331-345.
- Swaine, M. D., and D. Lieberman. 1987. Introduction. *Journal of Tropical Ecology* **3**:289-290.
- Swaine, M. D., and T. C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* **75**:81-86.
- Takahashi, K., and A. Rustandi. 2006. Responses of crown development to canopy openings by saplings of eight tropical submontane forest tree species in Indonesia: a comparison with cool-temperate trees. *Annals of Botany* **97**:559-569.
- Takahashi, K., T. Seino, and T. Kohyama. 2001. Responses to canopy openings in architectural development of saplings in eight deciduous broadleaved tree species. *Canadian Journal of Forest Research* **31**:1336-1347.
- Temesgen, H., and K. v. Gadow. 2004. Generalized height-diameter models - an application for major tree species in coplex stands of interior British Columbia. *European Journal of Forest Research* **123**:45-51.
- Ter Steege, H., N. C. A. Pitman, O. L. Phillips, J. Chave, D. Sabatier, A. Duque, J.-F. Molino, M. F. Prévost, R. Spichiger, H. Castellanos, P. von Hilderbrand, and R. Vásquez. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* **443**:444-447.

- Thomas, S. C. 1996a. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany* **83**:556-566.
- Thomas, S. C. 1996b. Reproductive allometry in Malaysian rain forest trees: biomechanics versus optimal allocation. *Evolutionary Ecology* **10**:517-530.
- Tomlinson, P. B. 1987. Architecture of tropical plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**:1-21.
- Turner, I. M. 2001. The ecology of trees in the tropical rain forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vieilledent, G. 2009. Structurer l'incertitude et la variabilité dans les modèles de dynamique forestière - Application à la coexistence du Sapin et de l'Epicéa en forêt de montagne. Ph. D. Thesis. AgroParisTech, Paris.
- Vieilledent, G., B. Courbaud, G. Kunstler, J.-F. Dhôte, and J. S. Clark. Under review. Individual variability in tree allometries determines light resource allocation in forest ecosystems - A hierarchical Bayes approach. *Oecologia*.
- Vincent, G., H. de Foresta, and R. Mulia. 2002. Predictors of tree growth in a Dipterocarp-based agroforest: a critical assessment. *Forest Ecology and Management* **161**:39-52.
- Vincent, G., and D. Harja. 2005. SExI-FS. Calibration procedures. <http://www.worldagroforestry.org/sea/Products/AFModels/SExI>. Pages 14 in. ICRAF, IRD.
- Vincent, G., and D. Harja. 2008. Exploring ecological significance of tree crown plasticity through three-dimensional modelling. *Annals of Botany* **101**:1221-1231.
- Vogel, M. 1975. Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer. *Café Cacao Thé* **19**:265-290.
- Weiner, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**:207-215.
- West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* **276**:122-126.
- West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* **400**:664-667.
- West, G. B., B. J. Enquist, and J. H. Brown. 2009. A general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* **106**:7040-7045.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**:213-227.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. Pages 639-655 in P. B. Tomlinson and M. M. Zimmermann, editors. *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press.
- Whitmore, T. C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestion for further enquiry. Pages 3-39 in M. D. Swaine, editor. *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Parthenon Publishing Group Inc./UNESCO, Paris.
- Wich, S. A., and C. P. Van Schaik. 2000. The impact of El Niño on mast fruiting in Sumatra and elsewhere in Malesia. *Journal of Tropical Ecology* **16**:563-577.
- Wielicki, B. A., T. Wong, R. P. Allan, A. Slingo, J. T. Kiehl, B. J. Soden, C. T. Gordon, A. J. Miller, S.-K. Yang, D. A. Randall, F. Robertson, J. Susskind, and H. Jacobowitz. 2002. Evidence for large decadal variability in the tropical mean radiative energy budget. *Science* **295**:841-844.
- Wilcoxon, F. 1943. Individual comparisons by ranking methods. *Biometrics* **1**:80-83.
- Wilson, B. F., and R. R. Archer. 1979. Tree design: some biological solutions to mechanical problems. *Bioscience* **29**:293-298.

- Wirth, R., B. Weber, and R. J. Ryel. 2001. Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. *Acta Oecologia* **22**:1-10.
- Worbes, M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* **87**:391-403.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130**:1-4.
- Wright, S. J., and O. Calderón. 2006. Seasonal, El Niño and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecology Letters* **9**:35-44.
- Yamada, T., O. P. Ngakan, and E. Suzuki. 2005. Differences in growth trajectory and strategy of two sympatric congeneric species in an Indonesian floodplain forest. *American Journal of Botany* **92**:45-52.
- Yamada, T., T. Yamakura, and H. S. Lee. 2000. Architectural and allometric differences among *Scaphium* species are related to microhabitat preferences. *Functional Ecology* **14**:731-737.
- Yang, R. C., A. Kozak, and J. H. G. Smith. 1978. The potential of Weibull type functions as flexible growth curves. *Canadian Journal of Forestry Research* **8**:424-431.
- Young, T. P., and S. P. Hubbell. 1991. Crown asymmetry, treefalls, and repeat disturbance in a broad-leaved forest. *Ecology* **72**:1464-1471.
- Yu, K., Z. Lu, and J. Stander. 2003. Quantile regression: applications and current research areas. *The Statistician* **52**:331-350.
- Zeide, B. 1993. Analysis of growth equations. *Forest Science* **39**:594-616.
- Zeide, B. 2004. Intrinsic units in growth modeling. *Ecological Modelling* **175**:249-259.